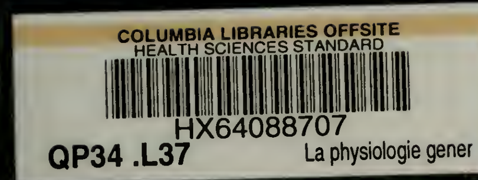
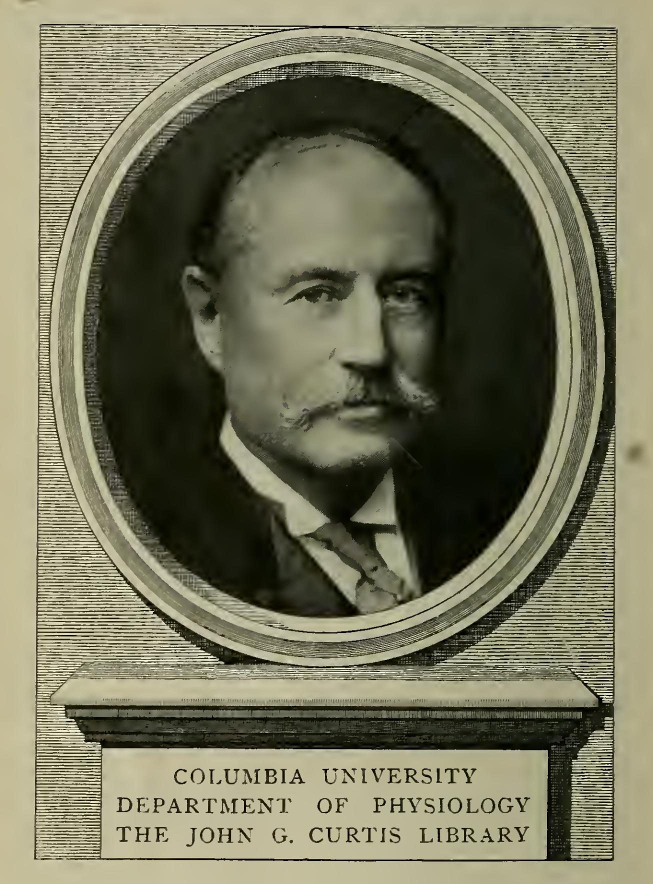

COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64088707
QP34 .L37
La physiologie gener

RECAP


COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY

BIBLIOTHÈQUE

DES

SCIENCES CONTEMPORAINES

PUBLIÉE AVEC LE CONCOURS

DES SAVANTS ET DES LITTÉRATEURS LES PLUS DISTINGUÉS

PAR

LA LIBRAIRIE C. REINWALD

SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS

15, rue des Saints-Pères, Paris.

Depuis le siècle dernier, les sciences ont pris un énergique essor en s'inspirant de la féconde méthode de l'observation et de l'expérience. On s'est mis à recueillir, dans toutes les directions, les faits positifs, à les comparer, à les classer et à en tirer les conséquences légitimes.

Les résultats déjà obtenus sont merveilleux. Des problèmes qui sembleraient devoir à jamais échapper à la connaissance de l'homme ont été abordés et en partie résolus, et cet immense trésor de faits nouveaux, non seulement a renouvelé les sciences déjà existantes, mais a servi de matière à des sciences nouvelles du plus saisissant intérêt.

L'*Archéologie préhistorique* nous a reconquis, dans la profondeur des siècles disparus, des ancêtres non soupçonnés et reconstitue, à force de découvertes, l'industrie, les mœurs, les types de l'homme primitif à peine échappé à l'animalité.

L'*Anthropologie* a ébauché l'histoire naturelle du groupe humain dans le temps et dans l'espace, le suit dans ses évolutions organiques, l'étudie dans ses variétés, races et espèces, et creuse ces grandes questions de l'origine de la vie, de l'influence des milieux, de l'hérédité, des croisements, des rapports avec les autres groupes animaux, etc., etc.

La *Linguistique* retrouve, par l'étude comparée des idiomes, les formes successives du langage, les analyse et prépare, pour ainsi dire, une histoire de la pensée humaine, saisie à son origine même et suivie à travers les âges.

La *Mythologie comparée* nous fait assister à la création des dieux, classe les mythes, étudie les lois de leur naissance et de leur développement à travers les innombrables formes religieuses.

Toutes les autres sciences, Biologie, Astronomie, Physique, Chimie, Zoologie, Géologie, Géographie, Botanique, Hygiène, etc., ont été, sous l'influence de la même méthode, étendues, régénérées, enrichies et appelées à se prêter un mutuel secours. Cette influence s'est même étendue à des sciences que la fantaisie et l'esprit de système avaient dépouillées de toute précision et de toute réalité, l'Histoire, la Philosophie, la Pédagogie, l'Economie politique, etc.

Mais jusqu'à présent ces magnifiques acquisitions de la libre recherche n'ont pas été mises à la portée des gens du monde : elles sont éparses dans une multitude de recueils, mémoires et ouvrages spéciaux. Le public ne les trouve nulle part à l'état d'ensemble, d'exposition élémentaire et méthodique, débarrassées de l'appareil scientifique, condensées sous une forme accessible.

Et cependant il n'est plus permis de rester étranger à ces conquêtes de l'esprit scientifique moderne, de quelque œil qu'on les envisage. A chaque instant, dans les conversations, dans les lectures, on se heurte à des controverses sur ces nouveautés : le Darwinisme, la Théorie mécanique de la chaleur, la Corrélation des forces naturelles, l'Atomisme, la Descendance de l'homme, la Prévision du temps, les Théories cérébrales, etc. ; on se sent honteux de se trouver pris en flagrant délit d'ignorance. Et puis, considération bien supérieure, c'est par la science universalisée, déposée dans toutes les consciences, que nous mettrons fin à notre anarchie intellectuelle et que nous marcherons vraiment à la régénération.

De ces réflexions est née la présente entreprise. On s'est adressé à des savants pour obtenir de chacun d'eux, dans la spécialité qui fait l'objet constant de ses études, le *Manuel* précis, clair, accessible, de la science à laquelle il s'est voué, dans son état le plus récent et dans son en-

semble le plus général. Par conséquent, pas de compilations de seconde main. Chacun s'est renfermé dans le domaine où sa compétence est incontestable. Chaque traité formera un seul volume, avec gravures quand ce sera nécessaire, et de prix modeste. Jamais la vraie science, la science consciencieuse et de bon aloi ne se sera faite ainsi toute à tous.

Un plan uniforme, fermement maintenu par un comité de rédaction, préside à la distribution des matières, aux proportions de l'œuvre et à l'esprit général de la collection.

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Cette collection paraît par volumes in-12, format anglais, aussi agréable pour la lecture que pour la bibliothèque ; chaque volume a de 10 à 15 feuilles, ou de 350 à 500 pages au moins. Les prix varient, suivant la nécessité.

EN VENTE

I. **La Biologie**, par le docteur Charles Letourneau. 4e édition. 1 volume de xii-506 pages avec 113 gravures. — Prix : broché, 4 fr. 50; relié, toile anglaise................ 5 francs.

II. **La Linguistique**, par Abel Hovelacque. 4e édition. 1 vol. de xvi-450 pages. — Prix : br., 4 fr. 50; relié, toile anglaise. 5 fr.

III. **L'Anthropologie**, par le docteur Paul Topinard, avec préface du professeur Paul Broca. 5e édition. 1 volume de xvi-560 pages avec 52 gravures. — Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise............................ 5 fr. 75

IV. **L'Esthétique**, par Eugène Véron, directeur du journal *l'Art*. — Origine des Arts. — Le Goût et le Génie. — Définition de l'Art et de l'Esthétique. — Le Style. — L'Architecture. — La Sculpture. — La Peinture. — La Danse. — La Musique. — La Poésie. — L'Esthétique de Platon. — 3e édition. 1 vol. de xxviii-496 pages. — Prix : broché, 4 fr. 50 ; relié... 5 fr.

V. **La Philosophie**, par André Lefèvre. 2e édition. 1 vol. de iv-636 pages. Prix : br., 5 francs; relié, toile anglaise. 5 fr. 75

VI. **La Sociologie** d'après l'Ethnographie, par le docteur Charles Letourneau. 3e édition. 1 vol. de xvi-608 pages. — Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise....... 5 fr. 75

VII. **La Science économique**, par Yves Guyot. 2e édition. 1 vol. de xxxviii-552 pages, avec 67 graphiques. — Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise .... 5 fr. 75

VIII. **Le Préhistorique**, antiquité de l'homme, par G. de Mortillet. 2e édition. 1 vol. de XX-658 pages, avec 64 gravures. — Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise...... 5 fr. 75

IX. **La Botanique**, par J.-L. de Lanessan. 1 volume de VIII-562 pages, avec 132 gravures. — Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise.......................... 5 fr. 75

X. **La Géographie médicale**, par le docteur A. Bordier. 1 vol. de XXIV-662 pages. — Prix : broché.......... 5 fr.

Le cahier de 21 cartes explicatives se vend séparément en sus du prix du volume........................... 2 fr.

Les exemplaires reliés en toile anglaise, avec les cartes insérées aux endroits utiles, se vendent................ 7 fr. 50

XI. **La Morale**, par Eugène Véron. 1 vol. de XXXII-484 pages. Prix : broché, 4 fr. 50; relié, toile anglaise......... 5 fr.

XII. **La Politique expérimentale**, par Léon Donnat. 2e édition revue, corrigée et augmentée d'un appendice sur les récentes applications de la méthode expérimentale en France. 1 vol. de XII-588 pages. Prix : broché, 5 fr.; relié... 5 fr. 75

XIII. **Les Problèmes de l'histoire**, par Paul Mougeolle. 1 vol. de XXVI-472 pages. Prix : broché, 5 francs; relié..... 5 fr. 75

XIV. **La Pédagogie**, par C. Issaurat. 1 vol. de XII-500 pages. Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise...... 5 fr. 75

XV. **L'Agriculture et la Science agronomique**, par Albert Larbalétrier. 1 vol. de XXIV-568 pages. Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise................... 5 fr. 75

XVI. **La Physico-Chimie**, son rôle dans les phénomènes naturels astronomiques, géologiques et biologiques, par le docteur Fauvelle. 1 vol. de XXIV-512 pages. Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise................... 5 fr. 75

XVII. **La Religion**, par André Lefèvre, professeur à l'École d'anthropologie de Paris. 1 vol. de XLII-586 pages. — Prix : broché, 5 fr.; relié, toile anglaise................ 5 fr. 75

XVIII. **L'Embryologie générale**, par le docteur Louis Roule, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse. 1 vol. de XIV-510 pages, avec 121 figures. Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise................................ 5 fr. 75

XIX. **L'Ethnographie criminelle** d'après les observations et les statistiques judiciaires recueillies dans les colonies françaises, par le docteur A. Corre. 1 vol. de X-521 pages. Prix : broché, 5 francs; relié, toile anglaise............ 5 fr. 75

XX. **La Physiologie générale**, par le docteur J. Laumonier. 1 vol. de XVI-582 pages, avec 28 figures. Prix : broché, 5 fr.; relié, toile anglaise....................... 5 fr. 75

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

BIBLIOTHÈQUE

DES

SCIENCES CONTEMPORAINES

XX

DU MÊME AUTEUR :

Recherches sur le DISTOMUM HEPATICUM, 1880 (épuisé).
De l'aptitude des femmes à être fécondes et de ses caractères, 1887 (épuisé).
La Nationalité française, 1889-1892, 2 volumes (épuisé).
Hygiène de l'alimentation, 1894, Alcan.
Hygiène de la cuisine, 1896, Alcan.

BIBLIOTHÈQUE SCIENTIFIQUE DES ÉCOLES ET DES FAMILLES.

Les Eaux de table.
Hygiène de l'habitation.
Les Cures d'eaux : Vichy et stations similaires.
Les Bains de mer.
La Peste.

BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES CONTEMPORAINES

LA PHYSIOLOGIE
GÉNÉRALE

PAR

LE D[R] J. LAUMONIER

Avec 28 figures intercalées dans le texte.

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1897

AVANT-PROPOS

« L'objet de la physiologie générale, a dit le professeur Dastre[1], est l'étude de la vie, de la vie considérée comme l'attribut universel des animaux et des plantes, sans distinction de règnes, d'embranchements, de classes, de familles, de genres ni d'espèces; c'est l'étude de la *vie élémentaire.* »

Cette définition, admise par la majorité des auteurs, semble supposer l'unité de la vie et laisser dans l'ombre toute une catégorie de phénomènes dont la connaissance est cependant nécessaire à l'intelligence de la vie. Or, la matière vivante n'est pas une, puisque des plastides différents, dans les mêmes conditions, réagissent différemment, comme réagissent différemment, en présence de l'acide sulfurique, des chlorures, des carbures ou des oxydes. De plus, si l'étude de la vie élémentaire, si la physiologie cellulaire est bien le point de départ de la physiologie générale, elle n'en saurait être considérée comme l'unique objet, car la physiologie *générale* doit constamment fournir, et c'est là sa seule raison d'être, aux physiologies spéciales des espèces ou des groupes d'espèces leurs interpré-

1. *Le Problème physiologique de la vie* (*Revue philosophique*, 1879, premier semestre, p. 294).

tations fondamentales et, par conséquent, englober dans son cadre les phénomènes qui résultent de l'association des plastides.

Pour nous, la physiologie générale est l'étude de la propriété distinctive et essentielle des matières vivantes, de la *propriété de synthèse*, *d'assimilation*. Cette propriété *chimique* entraîne les caractères des organismes, de telle sorte que l'examen de ses conditions et de ses modalités explique les fonctions organiques et les variations qu'elles présentent dans l'échelle des êtres. Nous avons puisé cette manière de voir dans nos recherches antérieures, mais trois ouvrages récents nous ont particulièrement servi à en étayer la démonstration : l'*Allgemeine Physiologie*, de M. Verworn; l'*Hérédité*, du professeur Delage, et surtout la *Théorie nouvelle de la vie*, de M. Le Dantec.

Ce livre, au reste, n'est pas une thèse. Nous avons résumé les faits dominants de la physiologie des animaux et des végétaux, en nous efforçant d'en montrer l'enchaînement nécessaire, et la théorie que nous développons dans les pages suivantes — théorie d'ailleurs temporaire, car, comme le dit M. Giard : « Les explications ont une valeur manifestement provisoire, aucune d'elles ne pouvant dépasser légitimement les connaissances scientifiques de l'époque où elles sont tentées » — ne vise qu'à permettre de classer les phénomènes, de les grouper méthodiquement et d'en indiquer les rapports. Cette façon de procéder a l'avantage de souligner, pour ainsi dire, la valeur philoso-

phique des faits et d'en faciliter l'interprétation et la comparaison, avantage qui n'est pas à dédaigner, puisque M. Delage se plaint, à juste titre, de l'absence, dans nos ouvrages français, de toute tentative de synthèse et y voit une cause de défaveur et de stérilité pour les études biologiques. Et nous tenions d'autant plus à cet avantage que, dans notre pensée, ce volume est destiné, non aux physiologistes de profession, mais aux étudiants[1] et aux personnes désireuses de savoir quelles sont nos connaissances et quelles idées ont aujourd'hui cours relativement aux phénomènes de la vie.

Cl. Bernard divisait la physiologie générale en quatre parties : étude du protoplasma, des conditions physico-chimiques de la vie, des phénomènes fonctionnels ou de destruction et, enfin, des phénomènes plastiques ou de synthèse. Mais la vie est, comme nous le montrons, une réaction chimique où les phénomènes fonctionnels sont des phénomènes plastiques. De plus, il nous a paru inutile de consacrer un chapitre à la physiologie cellulaire, puisque chacun des phénomènes plastidaires doit trouver place en tête de l'examen des fonctions qu'il détermine. C'est pourquoi, nous inspirant plutôt de la classification de Verworn que de celle de Cl. Bernard, nous avons divisé le présent ouvrage en quatre livres, dont les trois premiers forment le domaine propre de la physiologie

1. Nous avons ici surtout en vue les candidats au *certificat de physiologie générale*, récemment institué.

générale considérée comme étude de la propriété d'assimilation — c'est-à-dire : substances chimiques qui constituent les matières douées de la propriété d'assimilation (livre I); substances avec lesquelles ces matières entrent en réaction (livre II); enfin, résultat de ces réactions (livre III) — et dont le quatrième (Synergie) étudie les modifications qui découlent, dans les réactions de la vie, de l'association des plastides.

Néanmoins la physiologie générale est encore une science plus historique que philosophique. Dans son immense domaine, bien peu de territoires sont connus et l'on est souvent obligé de se contenter de rapporter les tentatives plus ou moins heureuses d'exploration. En outre, le champ de l'observation et de l'expérience est, pour ainsi dire, illimité et grandit chaque jour, de sorte qu'il est impossible à un homme d'en parcourir personnellement plus d'une petite partie. Pour le reste, il doit s'en rapporter à ce qu'il a appris des autres. Cette circonstance est un obstacle presque insurmontable à l'exécution d'un livre comme celui-ci. La peine qu'il coûte à mettre debout n'est point compensée par la satisfaction que l'auteur en tire, car il n'en voit, à mesure que la besogne avance, que les lacunes, les incertitudes et les défauts, et son seul espoir est d'être, par ses erreurs mêmes, la cause indirecte de quelque nouveau progrès.

Qu'il nous soit permis, en terminant, de remercier M. le docteur Letourneau du bienveillant accueil qu'il

a fait à ce travail; MM. Schleicher de l'empressement et du soin qu'ils ont mis à sa publication, et M. le docteur Gréhant, professeur de physiologie générale au Muséum, qui, en nous ouvrant son laboratoire, a facilité la lourde tâche que nous avions assumée.

J. L.

Paris, le 25 avril 1897.

ERRATA

Page 71. — Troisième ligne, à partir du bas :
Au lieu de : qui hydrate et dédouble;
Lire : qui réduit en CO^2 et H^2O.

Page 93. — Onzième ligne, à partir du bas :
Au lieu de : système × glucose oxygène;
Lire : système glucose + oxygène.

Page 231. — Septième ligne, à partir du bas :
Au lieu de : (métabolique et catabolique);
Lire : (anabolique et catabolique).

TABLE MÉTHODIQUE DES MATIÈRES

LIVRE II.

CONDITIONS CHIMIQUES EXTERNES DE LA VIE.

LIVRE III.

MÉTABOLISME.

LIVRE IV.

SYNERGIE.

LA

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

LIVRE I

BIOCHIMIE INTERNE.

CHAPITRE I.

LA MATIÈRE VIVANTE.

Il y a, entre les corps bruts et les êtres vivants, une différence fondamentale qui explique toutes les propriétés que manifestent les organismes uni- ou pluricellulaires. Cette différence ne réside essentiellement ni dans la complexité chimique extrême des substances organisées, ni dans la faculté de se mouvoir en apparence spontanément, ni dans ce qu'on a appelé l'*irritabilité* du protoplasma, c'est-à-dire la propriété de réagir aux excitations extérieures; elle réside tout entière dans le fait suivant :

Entre une dissolution limpide de sel marin et de l'eau pure, il n'y a, de prime abord, aucune différence perceptible, et pour que nous soyions certains d'être en présence de chlorure de sodium, il faut que nous soumettions cette dissolution à diverses expériences. Ces expériences ont pour but de manifester les propriétés du chlorure de sodium. Versons donc, par exemple, de l'acide sulfurique dans notre dissolution à chaud; une réaction se produit, caractéristique du sel marin. Le sel marin a manifesté ses propriétés, mais, en les manifestant, il s'est *détruit;* ce que nous avons maintenant devant

nous n'est plus du chlorure de sodium, mais du sulfate de soude.

Prenons, au contraire, de la levure de bière. Comme le chlorure de sodium, cette levure possède certaines propriétés et notamment celle de dédoubler le glucose en acide carbonique et en alcool. Mettons-la donc dans un moût sucré et voyons ce qui se passe. Si les phénomènes que nous attendons ne se produisent pas, c'est que nous ne sommes pas en présence de levure de bière, car ces phénomènes sont caractéristiques de la levure comme le fait de se transformer en sulfate de soude sous l'influence de l'acide sulfurique est caractéristique du sel marin. S'ils se produisent, au contraire, c'est que nous avons bien affaire à de la levure de bière. Mais après avoir recueilli l'acide carbonique, l'alcool et les autres produits des réactions réciproques du moût sucré et de la levure, nous constatons que la levure, bien loin de s'être détruite comme le chlorure de sodium manifestant ses propriétés, a augmenté de poids, au contraire, et que, par conséquent, la masse des substances chimiques constitutives de cette levure est devenue plus considérable au lieu de diminuer ou de se transformer complètement.

Si, au lieu de levure, nous avions pris des spores d'*aspergillus*, des bactéries, des protozoaires, etc., nous serions arrivés aux mêmes résultats, c'est-à-dire que les matières vivantes, quelles qu'elles soient, quand elles sont mises dans les conditions favorables à la manifestation de leurs propriétés caractéristiques, s'accroissent et se reproduisent. C'est là la différence fondamentale entre les substances brutes et les substances vivantes : les premières se *détruisant*, les secondes augmentant de masse, se *synthétisant*, en manifestant leurs propriétés.

Cette différence, sur laquelle jusqu'ici pourtant on a peu insisté, tient en puissance tous les autres caractères différenciels que l'on a cherché à établir entre les corps inertes et les matières vivantes, et notamment les caractères nutritifs, reproducteurs et évolutifs. Mais nous n'avons pas pour le moment à insister sur ces caractères, que nous aurons plus tard à examiner et à expliquer en détail.

La propriété caractéristique des matières vivantes, la *propriété d'assimilation* (Le Dantec), de synthèse, est évidemment d'ordre purement chimique, et les phénomènes physiques qui l'accompagnent (dégagement de chaleur, etc.,) ne sont pas différents de ceux que nous constatons dans les réactions ordinaires de la chimie. C'est donc dans la constitution chimique des matières vivantes qu'il faut chercher l'explication de cette propriété.

Or la fonction des molécules est directement liée à leur constitution. Dans tout édifice chimique en effet, l'arrangement propre de certains groupes d'atomes imprime, en vertu même de son mode vibratoire particulier, de la manière dont il se comporte vis-à-vis de l'énergie, à la molécule tout entière ou au moins à quelques-unes de ses parties, son mode de fonctionnement spécifique. C'est ce que l'on montre à propos des fonctions chimiques (alcool, aldéhyde, acide, amine, etc.) et des groupes atomiques (OH, COH, CO^2H, AzH^2, etc.) qui les déterminent.

Prenons par exemple la leucine. Dans cette substance, qui a pour formule

$$AzH^2 - C^5H^{10} - CO^2H$$

le groupe central C^5H^{10} est uni, d'une part, à l'amidogène AzH^2, de l'autre, au carboxyle CO^2H. Or, le radical AzH^2, quand il est lié à un groupe hydrocarboné, imprime à la molécule l'aptitude à s'unir aux acides pour former des sels, et le groupement CO^2H confère à ce même édifice chimique la propriété contraire de s'unir aux bases. « Ces deux aptitudes opposées, ces deux *fonctions*, la fonction *amine* ou alcaline et la fonction *acide*, quoique différentes et même contraires, appartiennent donc l'une et l'autre à la fois à la leucine, et chacune de ces fonctions dissemblables est corrélative de la nature et du mode de groupement des deux chaînons spécifiques AzH^2 et CO^2H qui existent sans se confondre dans cette molécule.

« Le mode de réagir, de fonctionner de la molécule chimique, sa façon d'influencer la matière ambiante et d'être influen-

cée par elle, est donc corrélative de son *organisation chimique*. Les divers modes suivant lesquels chaque molécule nous dévoile son activité dépendent, on le sait aujourd'hui, de ces groupes spécifiques constitutifs, *amidogène, carboxyle, oxhydrile*, *carbonyle*, etc., dont elle est construite et des relations de ces groupes avec le reste de l'édifice. Ces groupes ou radicaux sont les *organes élémentaires* de cet organisme chimique complexe, la molécule[1]. » C'est de cette notion fondamentale que l'on fait dériver, à l'aide des données de la chimie générale, toutes les propriétés caractéristiques de la substance vivante.

Dans tous les organismes, si simples ou si compliqués qu'ils soient, la seule partie vivante, douée d'excitabilité, de la faculté de se nourrir, de se mouvoir, de se reproduire et d'évoluer, est le protoplasma, et son contenu différencié, le noyau. L'animal des embranchements supérieurs, le végétal le plus élevé en organisation, aussi bien que le protozoaire ou la bactérie, se réduisent, en définitive et essentiellement, à une masse de protoplasma, isolée chez l'être uni-cellulaire, réunie en colonies cellulaires chez l'être plus complexe.

Cette masse protoplasmique est loin d'être homogène. Les travaux des cytologues sont parvenus à y distinguer un certain nombre de substances qui se différencient les unes des autres par leur aspect et les réactions qu'elles présentent. Dans le cytoplasma, on distingue d'abord l'*hyaloplasma*, ou suc cellulaire, du *spongioplasma*, lequel renferme des filaments en réseau (mitome) et de fines granulations plus ou moins abondantes (microsomes). Le protoplasma se compose donc d'une partie solide et d'une partie liquide plus abondante. Les rapports de ces deux parties ne sont pas encore bien connus et ont donné lieu à un certain nombre de théories que nous ne pouvons exposer ici[2]. Parmi les différentes substances dont

1. Gautier, *Chimie de la cellule vivante*, p. 11-12.

2. Cf. Y. Delage, *la structure du Protoplasma, et les théories sur l'Hérédité et les grands Problèmes de la biologie générale*, p. 22 et suiv., 1895.

il est composé, la *plastine*[1] semble seule caractéristique du protoplasma. C'est une substance qui précipite dans l'acide acétique dilué et qui se colore mieux par les couleurs d'aniline acides que par les basiques. Le noyau est encore plus compliqué. On y distingue en effet la *nucléine* ou *chromatine*, ainsi nommée à cause de sa facile coloration. Suivant H. Fol, cette chromatine se comporte en général comme un corps faiblement cristallin vis-à-vis des matières tinctoriales qu'elle fixe. On la considère aujourd'hui comme formée, au point de vue chimique, de nucléine, d'un peu de lécithine et de cholestérine, unies à un complexus riche en phosphore auquel Miescher a donné le nom d'*acide nucléique* ($C^{29}H^{49}Az^{9}P^{3}O^{22}$). Cet acide nucléique est probablement combiné aux divers albuminoïdes du *cytoplasma*. La *paranucléine* ou *pyrénine* est également une matière protéique qui constitue les nucléoles vrais; elle résiste mieux que la chromatine aux réactifs et ne se colore qu'avec les solutions tinctoriales ammoniacales. La *linine* (Schwartz) constitue les filaments et la charpente nucléaires; elle se rapproche beaucoup de la plastine, et se distingue par ses réactions de la nucléine qui se trouve accolée contre son réseau sous forme de granulations. L'*amphipyrénine* de Zacharias forme la membrane nucléaire; sa consistance, notamment dans les cellules germinatives des amphibiens, est assez considérable; elle est sans doute analogue à la membrane du cytoplasma. Enfin le suc *nucléaire*, plus ou moins abondant, joue dans le noyau le même rôle que le suc cellulaire dans le protoplasma. Il paraît contenir diverses substances en solution, notamment un albuminate auquel Zacharias a donné le nom de *paralinine*.

Ces diverses appellations: linine, pyrénine ou achromatine, etc., n'ont pour le moment, sauf peut-être la chromatine et la plastine, aucune signification chimique précise. Elles expriment seulement que telle substance, désignée de tel nom,

1. Zacharias, *Ueber Eiweiss, Nuclein und Plastin.* (*Bot. Zeitung*, 1883.)

est reconnaissable à tel aspect microscopique, à telle manière de se comporter en présence de tel réactif ou de telle et telle matière tinctoriale. Il faut bien avouer cependant que c'est là seulement la conclusion de l'heure présente, car si ces différentes substances se comportent diversement en présence du même réactif, c'est qu'il y a entre elles quelque différence chimique qui nous échappe encore dans sa véritable signification. Ces matières représentent donc sans doute plus que des individualités morphologiques, des individualités chimiques dont nous avons été jusqu'ici impuissants à relever les faibles différences.

Néanmoins, grâce à des actions destructives ménagées, il est possible d'isoler les principales unités chimiques qui entrent dans le complexus moléculaire du protoplasma, unités douées d'ailleurs elles-mêmes d'une grande complexité et qui vraisemblablement, dans la matière vivante, sont liées les unes aux autres pour ne former qu'un tout solidaire. Voici les principales unités chimiques :

1° Les nucléo-albumines, solubles dans le suc gastrique qui les dédoublent en peptones et en acide nucléique qui se précipite ; elles forment les fibrilles, les réseaux et les granulations, et ne se rencontrent qu'en petite quantité. Nous verrons plus loin, en parlant des éléments des corps vivants, leur constitution chimique, ainsi que celle des autres substances que nous énumérons ici.

2° Les globulines, matières protéiques non phosphorées, insolubles dans l'eau pure, mais solubles dans les solutions salines à 5 ou 10 pour 100. Elles se montrent en quantité plus considérable que les précédentes et forment surtout le cytoplasma.

3° La kératine, matière albumoïde sulfurée mais non phosphorée, formant la membrane vitelline de certains œufs. Les autres membranes cellulaires sont constituées par une matière analogue chez les animaux et par la cellulose chez les végétaux (*substances R*, p. 14).

4° La lécithine, graisse riche en phosphore.

5° La cholestérine, alcool monoatomique.

6° Des chlorures et des phosphates de potassium, de sodium, de magnésium et de calcium.

7° Du fer en combinaison organique probablement avec les nucléo-albumines.

8° Enfin de l'eau (70 à 75 pour 100 environ).

Quelque confuse que soit en apparence cette constitution, elle se simplifie cependant beaucoup si l'on adopte la manière de voir que Kossel surtout[1], puis Zacharias, Altmann et d'autres ont cherché à faire prévaloir. D'après ces auteurs, la matière fondamentale réellement vivante du protoplasma et du noyau ne serait qu'une combinaison variable des diverses substances albuminoïdes — non phosphorées — avec l'acide nucléique. Cet acide nucléique est surtout abondant dans la tête des spermatozoïdes et dans les nucléines et chromatines qui ne sont qu'une combinaison de cet acide avec des matières protéiques; il est moins abondant dans la plastine, la linine, la pyrénine, surtout dans les nucléo-albumines, et manque enfin dans les globulines. Si l'on rapproche cette composition du rôle que jouent, dans la vie cellulaire, ces différentes substances, on s'aperçoit que leur importance biologique croît avec leur richesse en phosphore. Mais, comme l'a fait remarquer A. Danilewsky[2], il ne faut pas confondre ce phosphore vivant avec le phosphore des lécithines, cholestérines, sels minéraux, que l'on rencontre dans le protoplasma et le noyau. Ce dernier est en effet purement additionnel et ne saurait être considéré comme faisant partie intégrante de la molécule vivante.

D'après Kossel, le phosphore de l'acide nucléique se trouve à l'état d'acide phosphorique; il s'ensuit que la présence de l'acide nucléique confère aux matières avec lesquelles il est uni une réaction acide. C'est ainsi que, dans sa totalité, le noyau

1. Kossel, *Zur Chemie der Zellkerns.* (*Hopp. Seyler's Zeit. f. Physiol. Chemie,* 1882.)

2. Cf. Y. Delage, *op. cit.*, note p. 51.

cellulaire est acide, parce qu'il contient une quantité dominante de substances où l'acide nucléique existe en combinaison; au contraire, le cytoplasma est basique (bien que le suc cellulaire puisse présenter et présente généralement une réaction acide en raison des matières qu'il tient en dissolution), parce que la masse la plus importante, non au point de vue de la fonction, mais à celui de la quantité, est la globuline, qui est dépourvue de phosphore. Ces différences d'alcalinité et d'acidité des diverses parties du protoplasma jouent peut-être un rôle essentiel dans l'établissement des fonctions de ce protoplasma. Remarquons, en effet, qu'il est formé de parties liquides contenues dans une trame fibrillaire et qu'en vertu du principe de l'électrotonus capillaire, chaque fois que de tels agencements viennent à changer de formes, des phénomènes électriques apparaissent. « Il est très probable que les tensions électriques ainsi produites au sein de la cellule sont une des causes de ces réactions dites *vitales*, nées dans le protoplasma albuminoïde, réactions en rapport avec l'organisation physique de la cellule d'une part, avec l'instabilité très grande des albuminoïdes de l'autre. Elles transmettent aux *granulations spécifiques* l'énergie grâce à laquelle celles-ci enrichissent le suc des vacuoles cellulaires des matériaux dus à ces réactions, ou forment leurs produits spécifiques : grains d'amidon, matières organiques diverses, substances fondamentales du cartilage, de l'os, etc., qui prennent naissance en chaque cas[1]. »

On peut résumer de la manière suivante ce qui précède. L'acide phosphorique, uni à des bases azotées, forme une substance organique acide, l'acide nucléique. L'acide nucléique, uni à de l'albumine, donne la nucléine, et la nucléine, unie à des quantités plus ou moins grandes d'albumine, donne les autres substances albuminoïdes phosphorées de la cellule. A ces substances peuvent d'ailleurs s'unir, pour former le protoplasma cellulaire ou nucléaire, des matières variées, phosphorées ou non[2]. Les substances vivantes renferment aussi,

1. Gautier, *Chimie de la cellule vivante*, p. 29-30.
2. Y. Delage, *op. cit.*, note p. 51.

non seulement les groupements essentiels de la substance fondamentale du protoplasma, mais encore d'autres groupements dont nous aurons à examiner plus loin l'importance et la signification.

La matière vivante contient ces diverses substances, non sous la forme de mélange, mais bien sous celle d'un complexus, d'une combinaison chimique instable, parce qu'elle est formée par l'union d'un très grand nombre de molécules elles-mêmes extrêmement complexes. Le fait de cette combinaison se prouve par l'individualité chimique très nette du protoplasma. Si on vient, en effet, à lui enlever une de ses parties essentielles, ses propriétés fondamentales disparaissent d'un coup, ce qui prouve que cette partie, réduite si l'on veut à une molécule, était liée, chimiquement, à l'ensemble du complexus et que sa destruction a amené la rupture de l'équilibre qui existait auparavant et qui se traduisait par un ensemble de fonctions maintenant abolies.

Bien que le protoplasma réagisse tout entier, mais non entièrement de la même manière, il faut cependant distinguer la partie essentiellement vivante des parties accessoires, telles que la cuticule, la graisse, l'amidon, le suc cellulaire, qui s'y peuvent rencontrer. Cette partie essentiellement vivante est constituée par les matières albuminoïdes, substances les plus complexes et les plus instables que nous connaissions. Nous étudierons plus loin la constitution chimique des albuminoïdes. Contentons-nous d'exposer brièvement ici la théorie de Danilewsky sur la structure des corps organisés.

Pour Danilewsky [1], la matière albumineuse (nous disons plus souvent, en France, albuminoïde) est aussi la partie essentielle du protoplasma; comme ce protoplasma, d'ailleurs, elle est elle-même un complexus chimique, formé de groupes d'atomes qui apparaissent par décomposition ménagée, ainsi que Schutzenberger l'a montré en traitant les albuminoïdes à chaud par l'eau de baryte. L'ensemble des unités chimiques secon-

1. A. Danilewsky, *la Substance fondamentale du protoplasma* (*Revue scientifique*, 1894, deuxième semestre, p. 583 et suiv.).

daires qui participent à la constitution des substances albuminoïdes peut être partagé en six groupes :

1° Un groupe appartenant à la série grasse (acides amidés, acides gras, peut-être glycérine);

2° Un groupe ayant la constitution des hydrates de carbone ;

3° Un groupe renfermant un noyau aromatiqne ;

4° Un alcaloïde de la série pyridique ou quinoléique ;

5° Un groupe présentant les propriétés des ferments solubles ou diastases ;

6° Enfin un groupe très riche en azote, de formule CAzH, d'après A. Gautier, et paraissant jouir de la propriété de s'hydrater et de se déshydrater sans subir d'altération.

Ces divers groupes ne sont pas mélangés dans la molécule albumineuse, ils y sont liés chimiquement, comme la glycérine dans les graisses neutres. Il en résulte que les propriétés spécifiques que possède, à l'état indépendant, chacun de ces groupes ne se manifestent pas sensiblement dans le complexus auquel leur union donne naissance, et que la matière albumineuse jouit de propriétés spéciales à elle, qui ne sont point absolument le reflet des propriétés des groupes qui la composent, mais qui dérivent de la texture propre que revêt son complexus.

La molécule la plus simple d'albumine (celle qui présente toutes ses propriétés fondamentales) ne contient pas toutefois nécessairement ces six groupes à la fois. Danilewsky suppose qu'elle se subdivise en fraction et que chacune de ces fractions ne contient que trois groupes, dont deux sont invariables et nécessaires (le groupe azoté et le groupe des hydrates de carbone) et dont le troisième est variable, c'est-à-dire peut être représenté par l'un quelconque des quatre groupes restants. Comme le nombre de ces *fractions* ou *séries* est très considérable, tous les groupes se trouvent ainsi successivement représentés. On peut concevoir néanmoins que le troisième groupe variable de la fraction soit plus fréquemment occupé par un groupe que par un autre. Cette accumulation d'un groupe par-

ticulier conférera nécessairement à la molécule certaines réactions spéciales; telle est, d'après Danilewsky, l'origine des nombreuses variétés de matières albuminoïdes; mais cette légère variante n'est cependant pas suffisante pour altérer les caractères fondamentaux de la molécule et la distinguer essentiellement de l'albumine, puisque les deux tiers des groupes y sont encore identiques. Toutefois, certaines substances peuvent être totalement privées d'un certain groupe variable ou présenter la prédominance exclusive d'un autre; dans ce cas, elles perdent leur qualité d'albumineuses véritables; ce sont les *albumoïdes* (que les Allemands appellent *albuminoïdes)* : ainsi la matière collagène, qui est privée du groupe de la série aromatique, et la kératine, qui en manifeste, au contraire, la prédominance.

Il semble donc résulter de ce qui précède que la matière, pour être *vivante*, doit présenter deux tiers de groupes invariables (groupe azoté et hydrates de carbone) et un tiers où les quatre groupes variables restants sont à peu près également représentés, les très légères différences qui existent à cet égard établissant les réactions différentes des divers albuminoïdes vrais : albumine, globuline, fibrine, etc. Mais, contrairement à cette manière de voir, Danilewsky a trouvé que le protoplasma actif de certains organismes inférieurs est, non une albumineuse, mais une *albumoïde*, et il tire de ce fait des conclusions fort importantes relativement aux causes de l'évolution des organismes [1].

En effet, dans le protoplasma des bactéries, certains groupes ou séries manquent et c'est pourquoi leur complexus donne la réaction des albumoïdes. Mais, à mesure qu'on s'élève dans la série organique, le nombre des fractions présentes augmente, et quand on arrive aux animaux possédant des fibres striées et un tissu nerveux, la composition du complexus est extrêmement voisine de celui des vertébrés supérieurs. Il y a donc eu complication, division du travail qu'accomplit le pro-

1. Cf. *loc. cit.*, p. 589.

toplasma, et cette division du travail est évidemment la conséquence de l'accroissement des fonctions moléculaires. Il y a donc eu aussi accommodation aux conditions extérieures, accommodation qui se traduit par l'entrée en combinaison, dans le complexus, d'un groupe atomique nouveau dont les fonctions font équilibre aux tensions extérieures. C'est ainsi que le groupe aromatique, par exemple, est entré dans le complexus albumoïde qu'il a transformé en complexus albuminoïde. Telle est donc l'origine des phénomènes adaptatifs que manifeste le protoplasma des êtres vivants. Mais il faut bien remarquer qu'il y a là un pur phénomène chimique, sans aucune spontanéité, puisque la molécule ne choisit pas d'elle-même dans le milieu ambiant, ni n'y rejette le groupe atomique dont il s'agit. C'est une question d'équilibre chimique, et nous y trouvons une nouvelle preuve de ce principe que l'activité vitale est toujours provoquée, jamais spontanée.

De cette théorie de l'adaptation chimique, Danilewsky tire d'importantes conséquences pour l'explication des phénomènes héréditaires. Il faut d'abord remarquer que toutes les fractions du complexus ne s'adaptent pas également aux variations ambiantes, en raison du degré plus ou moins avancé de leur complexité, et, par conséquent, de leur facilité à réagir. C'est ainsi que les albumines et les globulines se montrent toujours plus riches en groupes variables que les nucléo-albumines et les nucléines; on peut donc supposer que les premières s'adaptent plus aisément que les autres. Par ce que nous avons vu précédemment, à propos des théories de Kossel, de Zacharias et d'Altmann, les nucléines sont, en effet, moins complexes que les albumines; ces nucléines subissent donc moins vite l'action du milieu, réagissent plus lentement que les albumines; il en est naturellement de même pour le phénomène inverse, pour ce qu'on pourrait appeler la *désadaptation*, mot qui, après ce que nous venons de dire, a un sens précis, puisqu'il signifie que le complexus perd le groupe atomique qu'il avait acquis sous l'influence des actions extérieures. Or, la nucléine constitue la partie essentielle du noyau et spécialement de celui

des spermatozoïdes. Nous verrons plus loin, en parlant des théories de l'hérédité, que chacune des cellules qui constituent le jeune être contient une parcelle de ce noyau, et, par conséquent, une parcelle de la nucléine ancestrale et paternelle. Chaque masse protoplasmique aura donc dans son complexus une molécule qui s'est adaptée à certaines conditions, et, comme toute la masse protoplasmique jouit, ainsi que nous l'avons dit, d'une individualité chimique véritable, cette masse tout entière réagira conformément au mode vibratoire de la molécule ancestrale, autrement dit en subira l'influence et la manifestera d'une façon plus ou moins sensible. Telle serait l'origine des variations transmises par l'hérédité.

La question si importante de l'immunité acquise et héréditaire reçoit, des considérations précédentes, quelques précieux éclaircissements. En effet, l'évolution progressive que la molécule albuminoïde manifeste des bactéries à l'homme peut nous laisser supposer que cette molécule est encore apte à recevoir de nouveaux groupes atomiques qui lui conféreront de nouvelles propriétés. Danilewsky considère, en conséquence, comme probable, l'hypothèse que l'accommodation aux poisons, aux virus, aux toxines des microbes pathogènes, etc., consiste dans l'admission de la matière toxique dans le protoplasma d'abord, puis dans la molécule albuminoïde fondamentale. « Ces derniers (protoplasma et albumine) ne peuvent se comporter *indifféremment* vis-à-vis des groupes atomiques toxiques que lorsque le même groupe fait partie organique intégrante du complexus. Dans ce cas, les fonctions moléculaires des complexus protoplasmique et albumineux deviennent *isotoniques* avec celles de la substance toxique, et cette dernière ne peut pas plus provoquer de perturbations dans ledit complexus que dans les molécules de sa propre substance[1]. »

Telle est, dans ses traits essentiels, la théorie de Danilewsky. Par elle, nous entrevoyons le mécanisme des fonctions chimiques multiples que la substance fondamentale du proto-

1. Danilewsky, *op. cit.*, p. 622.

plasma est appelée à remplir. A l'égard de la plus importante et de la plus caractéristique de ces fonctions, Le Dantec[1] a fait récemment valoir des considérations que nous devons mentionner.

Soit un vase clos contenant, par exemple, 20 grammes des matières propices à la manifestation des propriétés caractéristiques de la matière vivante, c'est-à-dire à l'assimilation, moût sucré, air atmosphérique, etc., et 1 gramme de levure. Au bout d'un temps T, nous aurons 2 *grammes* de levure, et les substances primitivement contenues dans le vase clos auront été modifiées. Nous aurons, à la place du sucre et de l'oxygène, de l'acide carbonique, de l'alcool, etc. En vertu du principe de la conservation de la matière, le poids total des substances chimiques contenues dans le vase clos n'a pas changé ; ce qui a changé, comme dans toute réaction chimique, c'est la nature des matières en présence. Le Dantec désigne sous le nom de *substances Q* toutes les matières contenues au début, en dehors de la levure, dans le vase clos, et sous le nom de *substances R* celles qui y sont contenues à la fin; autrement dit, les substances Q sont celles qui déterminent, par leurs réactions avec la matière vivante, la manifestation des propriétés caractéristiques de ces substances vivantes, et les substances R sont les résultats de cette manifestation. Or, nous savons que cette manifestation réside essentiellement dans la synthèse des substances fondamentales du protoplasma, les *substances plastiques.*

Nous avons vu, dans la théorie de Danilewsky, que ces substances fondamentales sont formées de divers groupements chimiques, dont la partie essentielle forme le groupement P, commun à tous les protoplasmas, comme le groupement CH^2OH est commun à tous les alcools primaires ; c'est lui qui confère à ces protoplasmas leur propriété caractéristique; c'est donc sous son influence que s'opère la synthèse. Ceci n'est pas une hypothèse; c'est la constatation d'un fait, puisque nous

1. *Théorie nouvelle de la vie*, p. 110-112 et note.

n'entrons dans aucun détail sur la constitution de ce groupement. Mais il est ainsi possible de concevoir, bien que d'une manière très schématique, comment se comporte ce groupement.

Ne connaissant pas la stéréochimie de la molécule vivante, on peut la représenter sous forme d'un carré ABCD par exemple (fig. 1, d'après Le Dantec), qui, s'additionnant de substances du milieu déterminées, pour l'espèce considérée, par ses affinités chimiques (substance Q), croît de plus en plus au cours des réactions, et devient ainsi EFGHIJ, par exemple... Or, dans EFGHIJ, les conditions d'équilibre sont telles qu'il s'y découpe deux molécules, EGIL et FHJL, identiques à ABCD, plus des restes (triangles ELF, ILJ) qui représentent les substances du terme R. « En d'autres termes, la molécule de substance vivante s'étant additionnée de tout ce qui peut s'ajouter à elle par suite de ses affinités chimiques, se cassera en plusieurs parties, dont deux molécules *identiques* à ce qu'elle était au début, et d'autres produits appartenant au terme R (déchets, excréments). » (Le Dantec.)

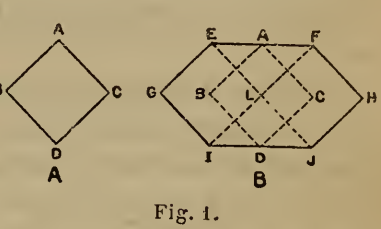


Fig. 1.

En résumé, la matière vivante peut être conçue comme constituée par un ensemble de substances non miscibles à l'eau et qui demeurent chimiquement liées les unes aux autres par leurs réactions réciproques, de telle sorte que la destruction totale de l'une entraîne la destruction des autres. Ces substances sont fondamentalement formées de matières albuminoïdes, elles-mêmes composées de trois groupes, dont l'un est variable et donne, par sa nature et sa fréquence, à l'albuminoïde considéré, ses caractères spécifiques. A ces albuminoïdes viennent se combiner, d'une part, des matières phosphorées, qui semblent jouer un rôle analogue à celui de la glycérine dans les graisses neutres, et, d'autre part, des matières minérales diverses qui traduisent probablement des

adaptations successives. La partie essentielle de ce complexus représente les *matières plastiques*, le *groupement P*, dont la propriété chimique caractéristique est, en présence des réactifs appropriés (substances Q), de *se synthétiser*, au lieu de se détruire, ainsi que le font les matières non plastiques. Cette propriété est fonction chimique du groupement P, comme les propriétés des aldéhydes sont fonctions chimiques du groupement COH.

Bien que renfermant une grande part d'hypothèse, ces diverses théories montrent avec quelle précision, de plus en plus éloignée des anciennes conceptions vitalistes, on s'efforce de réduire, en leurs seuls éléments physico-chimiques, les caractères et les propriétés de la matière vivante.

CHAPITRE II.

PRINCIPES CONSTITUANTS DES ÊTRES VIVANTS.

1° Les éléments biogénétiques.

Nous avons vu que les propriétés fondamentales de la substance vivante dérivent de ses groupements chimiques et de leur extrême complexité, laquelle est à son tour liée à la nature des éléments qui entrent dans sa constitution.

Ces éléments ne sont pas fort nombreux. Il faut citer en première ligne le *carbone*, l'*oxygène*, l'*hydrogène*, l'*azote*, le *soufre* et le *phosphore* ; puis viennent le *chlore*, le *potassium*, le *sodium*, le *calcium*, le *magnésium*, le *fer*, et vraisemblablement le *silicium* et le *fluor;* enfin, comme éléments tout à fait accessoires et plutôt exceptionnels, on peut nommer : l'*iode* et le *brome*, qui se montrent chez les plantes et les animaux marins ; le *manganèse*, dans les céréales et chez quelques êtres marins ; le *cuivre*, dans le sang des céphalopodes et les plumes de quelques oiseaux ; le *zinc*, chez quelques végétaux ; le *cobalt*, le *nickel*, le *baryum*, l'*aluminium*, le *lithium*, le *strontium*, le *rubidium*, chez divers êtres marins. Mais, de ces vingt et quelques corps simples les douze premiers sont de beaucoup les plus importants.

On peut se demander pourquoi, des soixante-dix éléments chimiques environ que nous connaissons, douze seulement prennent une part essentielle aux phénomènes vitaux, et encore, sur ces douze, n'en est-il guère que quatre ou cinq de fondamentalement indispensables.

Différentes hypothèses ont été émises à cet égard, qui toutes malheureusement manquent de base positive, car aucune expérience sérieuse n'a encore été tentée dans cette voie, sauf celles, trop limitées, qui s'appliquent à des cultures de plantes ou de bactéries. On peut toutefois faire la remarque suivante :

les éléments de la vie sont ceux qui se trouvent le plus abondamment répandus dans la nature géologique. L'oxygène et l'azote existent dans l'air et dans un grand nombre de combinaisons minérales ; l'hydrogène dans l'eau ; le fer, le calcium, le magnésium, le potassium, le sodium, le silicium, le chlore, le soufre, l'aluminium, dans les roches (quartz, calcaire, silicates, gypse, argile, sel gemme, etc.), ou les sources minéralisées. Le carbone, en outre, se trouve dans l'atmosphère sous forme d'acide carbonique et dans le sol sous forme de carbonates. Quant au phosphore, il est plus rare et ne se rencontre dans la nature que sous forme d'apatite et de quelques phosphates. Sans nous arrêter pour le moment aux réactions que les organismes ont exercées sur le milieu géologique (par exemple, formation du carbonate de chaux), il est évident que c'est aux dépens des matériaux chimiques les plus abondants que la molécule vivante a eu le plus de chance de se constituer. Comme sa production, dont nous n'avons pas, pour le moment, à rechercher le mécanisme hypothétique, se faisait sous l'empire de conditions extrêmement instables, elle a dû tendre à fixer des éléments relativement stables par eux-mêmes, comme le carbone, mais dont la polyatomicité facilite les substitutions, et aussi des éléments à atomicité variable, comme l'azote, dont certaines combinaisons jouissent d'une instabilité exceptionnelle (explosifs). La molécule vivante apparaissant dans un milieu liquide, les éléments de l'eau sont naturellement venus s'ajouter au carbone et à l'azote, eux-mêmes groupés peut-être, d'après les idées de Gautier et de Pfluger, en composé cyané. Cette hypothèse admise, il est facile d'expliquer l'entrée, dans la molécule précédente, des divers autres éléments que nous y rencontrons aujourd'hui. Nous savons en effet que, d'après la théorie de Danilewsky, l'accommodation pour la molécule vivante consiste à admettre, dans son complexus, un groupe atomique répondant à la nature du milieu, représentant, en d'autres termes, le mode vibratoire de ce milieu. Comme les milieux liquides, où la matière primordiale a tout d'abord évolué, étaient naturellement riches

en potasse, en soude, en soufre, en fer, en chaux, en phosphore, en chlore, en magnésie, etc., la molécule, pour s'adapter à ces conditions, a successivement fixé dans son complexus un groupe atomique de chacune de ces combinaisons ambiantes.

W. Preyer a fait valoir des considérations de même ordre. Sur les quatorze éléments qu'il croit nécessaires à l'entretien de la vie, parce que l'analyse la plus minutieuse du lait n'en contient jamais davantage, les quatre essentiels : carbone, azote, hydrogène et oxygène, sont ceux qui supportent à l'état libre et sans que leur mode d'agrégation soit modifié, les écarts de température les plus considérables, et qui fournissent avec les autres éléments le plus grand nombre de combinaisons. Il remarque en outre que l'oxygène est l'élément le plus répandu sur la terre et le principal agent de la calorification, que l'hydrogène est, de tous les éléments, celui qui possède la chaleur spécifique la plus élevée et enfin que les corps qui participent à là vie se trouvent avoir un poids atomique inférieur à 56 [1]. Errera a montré aussi que tous les éléments organiques ont une chaleur spécifique considérable, ce qui peut expliquer dans une certaine mesure les transformations variées d'énergie que manifestent les êtres vivants. L'importance de ces considérations tient surtout, pour W. Preyer, à ce que cet auteur croit, en vertu de sa théorie de la continuité de la vie, que la vie peut exister sous des conditions et à des températures très différentes de celles que nous constatons sur la terre ; c'est pourquoi il invoque les écarts de température que peuvent supporter lès quatre corps fondamentaux, à l'état libre, la résistance du carbone à la fusion, la difficulté de liquéfier l'azote et l'oxygène, etc. Mais, pour nous, qui pensons que jusqu'à présent rien ne nous autorise à admettre l'existence ou la possibilité d'existence de la substance vivante, en dehors des conditions que nous pouvons expérimenter sur

1. W. Preyer, *Essai d'une classification biogénétique des corps simples* (*Deutsche chemisch Gesellschaft* de Berlin, 23 mars 1891. — *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*, Berlin, 1880). — Cf. aussi G. Wendt, *Die Entevicklung der Elemente*, Berlin, 1891.

notre planète, ces considérations perdent une partie au moins de leur valeur.

Nous avons vu que tous les êtres vivants sont le produit des combinaisons de douze éléments principaux, auxquels viennent se joindre quelques éléments accessoires, beaucoup plus rares et dont le rôle n'est pas encore très nettement défini, au moins pour quelques-uns. Mais ces éléments ne sont pas uniformément répandus dans la nature ; de plus, à l'exception de l'oxygène et de l'azote de l'air, ils se présentent rarement à l'état libre ou isolé. Il nous faut donc, avant d'étudier les formes moléculaires que les combinaisons de ces divers éléments revêtent pour constituer l'être organisé, la substance vivante, rechercher tout d'abord sous quel état ces éléments se présentent dans la nature, et dans quelles conditions et circonstances on les rencontre.

En dehors du graphite, du diamant et de la houille, qui représentent son état libre, le carbone se rencontre surtout sous forme de combinaison avec l'oxygène, CO^2, acide ou anhydride carbonique. Cet acide existe à l'état libre dans l'atmosphère, certaines inclusions, dissous dans l'eau, et à l'état combiné avec diverses bases, chaux, magnésie, soude ; dans ce dernier cas, il constitue de puissantes assises géologiques. La houille provient des végétaux et peut-être de certaines fermentations qui ont agi comme des réducteurs énergiques. Nous ignorons le mode de formation du diamant, mais il est admissible que des actions réductrices à haute température ont présidé à son apparition. En se comburant d'ailleurs complètement, ces divers charbons donnent toujours de l'acide carbonique. Cet acide carbonique représente le point de départ et l'aboutissement de toutes les transformations du carbone. Il est, en effet, fixé par les plantes qui le réduisent en oxygène qui se dégage et en carbone, lequel, fixant les éléments de l'eau, donne naissance, par polymérisation, aux nombreux hydrates de carbone. Ces hydrates de carbone, repris par les animaux, se comburent en présence de l'oxygène respiratoire, et donnent finalement de l'acide carbonique et de l'eau. Tel

est le schéma de la circulation organique du carbone ; on voit qu'il entre et qu'il sort de la substance vivante sous la même forme.

L'hydrogène libre n'existe pas dans la nature géologique actuelle; cependant, il se produit dans certaines fermentations (bactériennes et cellulaires) et joue alors, en raison de son affinité pour l'oxygène, le rôle d'un réducteur puissant. Il se présente surtout à l'état de combinaison avec l'oxygène (H^2O) et avec l'azote (AzH^3); mais la première est de beaucoup la plus importante. L'eau est en effet une combinaison stable dont la molécule paraît la plus petite de toutes. Cette double circonstance fait qu'elle entre comme élément accessoire, comme appoint d'équilibre et de symétrie dans un grand nombre d'édifices chimiques. Sa petitesse, d'ailleurs, lui permet de passer entre les réseaux moléculaires des membranes semi-perméables, et de s'insérer entre les mailles des édifices moléculaires très complexes, dont elle ne peut troubler la structure, puisque ses énergies sont satisfaites. Mais elle peut, soit, comme le suppose la théorie de Nägeli, écarter les molécules seulement jusqu'à une certaine limite, ce qui leur donne une plus grande sensibilité réactive, soit les séparer complètement, de telle sorte que les matières dissoutes se comportent, dans l'eau, suivant la théorie de Van't Hoff, comme les gaz dans le vide. C'est ce qui explique l'importance de l'eau dans le phénomène vital.

L'oxygène, de beaucoup l'élément le plus répandu, puisqu'il forme, en poids, le quart de l'atmosphère, la moitié de la croûte solide et les huit neuvièmes de l'eau, est aussi le seul qui semble participer à l'état libre au processus de la vie. Les végétaux fixent, comme les animaux, l'oxygène, mais avec une intensité moindre, parce qu'ils emmagasinent plus d'énergie qu'ils n'en transforment. De plus, certaines fonctions cellulaires s'accomplissent, comme l'a montré A. Gautier, en milieu réducteur, et, par conséquent, l'oxygène n'intervient que secondairement pour maintenir l'invariabilité du milieu interne et fournir l'énergie nécessaire à l'activité des tissus.

La respiration, ainsi que tendent à le démontrer les expériences de Reinke, est donc un phénomène simplement chimique, une combustion accompagnée d'un dégagement plus ou moins intense de chaleur. L'existence bien constatée d'êtres *anaérobies* vient corroborer cette conclusion et montrer que l'oxygène n'est devenu l'*air vital* pour la majorité des organismes, que par suite de l'adaptation de leurs éléments cellulaires à un milieu défini.

Mais si les plantes et les animaux respirent, la quantité d'oxygène atmosphérique doit sans cesse diminuer. En effet, l'oxygène fixé par la respiration n'est point restitué au milieu aérien, à l'état libre, puisque les produits de décomposition des organismes morts entrent en partie en combinaisons minérales fixes. De plus, l'oxygène de l'air est aussi fixé par le protoxyde de fer, lui-même issu de la décomposition des silicates et transformé en oxyde; enfin, le travail humain augmente, dans une certaine mesure, cette diminution par la combustion des gaz, des hydrocarbures, des charbons, des huiles, etc., qu'il emploie. La quantité absolue de l'oxygène contenue dans l'atmosphère diminue donc constamment. Un phénomène compensateur vient heureusement ralentir cette diminution : c'est la fonction chlorophyllienne. Cette fonction, très active chez les plantes vertes exposées à la lumière, a longtemps caché la fonction respiratoire, parce qu'elle aboutit à un dégagement d'oxygène plus intense que ne l'est celui de l'acide carbonique. Mais ce dégagement d'oxygène ne compense que faiblement sa fixation, opérée sous les formes multiples de respiration, de combustion, d'oxydation, etc. D'autre part, si de l'oxygène est dégagé par les plantes, de l'acide carbonique est fixé. Or, l'acide carbonique est indispensable au développement des végétaux et par suite à celui des animaux. La proportion de l'acide carbonique atmosphérique diminue donc aussi. On peut répondre que, sans doute, la combustion des houilles et des charbons, la respiration, la décomposition des matières organiques restituent à l'atmosphère la quantité de CO^2 qui lui a précisément été enlevée par la fonction chloro-

phyllienne[1]. Mais cette fonction n'est qu'une des causes secondaires de la diminution de l'acide carbonique; sa cause dominante est la transformation des silicates en carbonates, transformation qui s'accomplit universellement à la surface de notre planète, et qui, plus active à froid, ne fera qu'augmenter à mesure que le degré géothermique s'abaissera. Les torrents d'acide carbonique que versent dans l'atmosphère les sources, les mofettes et les bouches volcaniques, sont loin de compenser la perte constante de ce gaz par kaolinisation, serpentinisation, et autres formes de la fixation minérale. En étudiant les conditions externes de la vie et particulièrement les variations des milieux chimiques aux diverses époques géologiques, nous aurons à revenir sur ces questions. Admettons pour le moment la diminution lente, mais continue, de la quantité d'oxygène et d'acide carbonique de l'atmosphère. Comme ce sont là deux gaz indispensables à la vie, pour des raisons différentes, les organismes ne peuvent manquer de ressentir cette diminution et de tendre à s'y adapter. Mais ce facteur méconnu de variation ne peut nous devenir sensible que si nous comparons les organismes correspondants de faunes et de flores suffisamment éloignées dans le temps.

L'azote fait, comme l'oxygène, partie de l'atmosphère et y existe à l'état libre. C'est de cet azote libre que provient vraisemblablement tout l'azote fixé qu'on rencontre dans la nature minérale et dans la nature organique. En effet, dans la nature minérale, l'azote se présente sous forme d'ammoniaque ou d'acides azotique et azoteux. Or, sous l'influence de l'électricité, l'azote se combine, dans l'atmosphère, à l'oxygène sec pour former de l'acide azotique; si l'azote est humide, il se produit de l'azotite d'ammoniaque, comme l'a montré Berthelot.

$$2\,Az + 2\,H^2O = AzH^4AzO^2.$$

C'est pourquoi, dans l'évaporation de l'eau qui s'accompagne toujours de phénomènes électriques, on voit apparaître de

1. Cf. Bunge, *Cours de chimie biologique et pathologique*, traduction française, Paris, 1891, p. 16.

petites quantités d'azotite d'ammoniaque. Ces diverses combinaisons azotées sont ensuite entraînées par les pluies à la surface du sol, où elles entrent dans le cycle minéral ou le cycle organique. Les plantes seules, au moins d'après nos connaissances actuelles, sont capables de fixer ces combinaisons azotées, les animaux ne pouvant assimiler l'azote que sous forme de matières protéiques. Mais l'azote libre lui-même peut entrer dans le circulus vital, puisque, ayant été fixé par le sol, comme l'ont montré les expériences de G. Ville et de Berthelot, il y est utilisé par le bactéroïde des nodosités des légumineuses, découvert par Winogradski, bactérinoïde qui vit en symbiose avec ces plantes et leur fournit ainsi directement l'azòte dont elles ont besoin. D'autres plantes encore, certaines algues notamment, semblent également capables de fixer l'azote atmosphérique. Si l'inertie relative de l'azote explique en partie la difficulté de sa fixation par les organismes, l'instabilité de ses combinaisons rend peut-être aussi compte du rôle qu'il joue dans les matières plastiques. On sait, en effet, que les explosifs sont des dérivés de l'acide nitrique. D'autre part, la découverte de la fixation de l'azote libre a modifié nos idées sur l'évolution de cet élément, car l'azote n'est point restitué à la nature minérale sous cette forme, mais sous celle d'urée, d'acide urique, qui, en s'oxydant, donne de l'ammoniaque. Il en résulte que la vie semble emmagasiner plus d'énergie qu'elle n'en dépense. Comme l'azote entré dans le cycle minéral n'est pas rendu libre, la quantité d'azote de l'air doit aussi diminuer insensiblement. Il est vrai que l'homme en restitue une partie à l'atmosphère par la combustion de certaines matières organiques et surtout du bois, et par l'emploi des explosifs, mais cette restitution ne saurait compenser la perte antérieure. Quant à l'azote versé, d'ailleurs en quantité insignifiante, par les sources et les volcans, il provient originellement de l'air lui-même. Ces conclusions sont contraires à celles qu'a formulées Bunge[1], parce qu'il faut partir maintenant, depuis la

1. Cf. Bunge, *op. cit.*, p. 19-20.

découverte de Winogradski, de ce principe que tout l'azote fixé dans les organismes vient directement ou indirectement de l'atmosphère, et que, par conséquent, la diminution de la quantité d'azote libre restreint l'amplitude et l'intensité de la fixation organique.

Le soufre se rencontre à l'état libre et à l'état de combinaisons; mais il n'est généralement fixé par les plantes qu'à l'état de sulfates; il passe chez les animaux en combinaison protéique, et est restitué à la nature minérale sous forme d'acide sulfurique ou plutôt de sulfates alcalins. Il en est de même du phosphore, qui, cependant, n'est jamais libre, mais à l'état d'acide phosphorique et de phosphates, matériaux relativement peu abondants, que la plante fixe et dont elle fait les nucléines et les graisses phosphorées. L'animal absorbe surtout le phosphore à cet état de combinaison complexe et aussi sous forme de phosphates; c'est sous cette dernière forme, phosphates alcalins, qu'il restitue le phosphore à la nature minérale.

Le chlore est absorbé et restitué à l'état de chlorure, surtout de chlorure de sodium. Le potassium, le sodium, le calcium, le magnésium, sont aussi fixés à l'état de sels et restitués sous la même forme au monde inorganique, après être entrés dans des combinaisons complexes et peu stables qui, formées dans la plante, reviennent chez l'animal à leur point de départ.

L'évolution du fer est plus compliquée ; elle a été bien étudiée par Bunge[1], qui a mis en évidence et expliqué son rôle dans les phénomènes vitaux. Le fer se présente, dans la nature, sous deux formes principales, l'oxyde ferreux et l'oxyde ferrique. Le premier peut s'unir a l'acide carbonique de l'air et donne du carbonate ferreux, qui est soluble et est entraîné par l'eau dans le sol, où il se répand; mais il s'oxyde au contact de l'air et met en liberté l'acide carbonique, qui retourne dans l'atmosphère; cet oxyde ferrique ainsi produit cède une partie de son oxygène aux matières organiques en décomposition qu'il ren-

1. *Loc. cit.*, p. 21-23.

contre et redevient oxyde ferreux, puis carbonate ferreux et ainsi de suite. En présence du soufre, une modification se produit; l'oxyde cède tout son oxygène et il se forme du sulfure de fer, lequel, oxydé par l'air, donne de nouveau naissance à de l'acide sulfurique et à de l'oxyde de fer, et l'évolution recommence. Il faut remarquer que les matières protéiques qui contiennent du soufre fournissent ainsi l'élément nécessaire à la réduction totale du fer. Le fer du sang accomplit sous ses deux formes, hémoglobine et oxyhémoglobine, la fonction de l'oxyde ferreux et de l'oxyde ferrique, c'est-à-dire fixe l'oxygène de l'air, puis le cède aux matières organiques qu'il rencontre et qu'il combure. Le fer de l'organisme n'a pas d'autre rôle que d'être un oxydant énergique et de favoriser ainsi l'élimination des produits de l'activité cellulaire. Bunge, se basant sur la quantité d'oxygène fixé par l'hémoglobine, croit que ce rôle est partagé par le soufre; nous aurons à examiner plus loin cette manière de voir. Le fer entre dans la plante sous forme minérale, et sa présence est nécessaire à la formation de la chlorophylle, qui en contient toujours un peu; il passe dans l'organisme animal sous forme de combinaison organique et est enfin restitué à la nature minérale, surtout à l'état de sulfure.

En dehors de ces douze éléments, quelques autres corps se rencontrent encore, comme nous l'avons dit, dans les plantes et les animaux, mais leur rôle est plus obscur et beaucoup moins connu. Parmi ces corps, il faut citer le silicium, qui se présente seulement à l'état d'acide silicique ou de silice. On rencontre la silice dans presque toutes les plantes, sauf certains champignons; mais on ignore sous quel état elle s'y montre. Comme l'acide silicique a une composition analogue à celle de l'acide carbonique, Friedel a pensé que la silice peut se comporter dans les combinaisons organiques comme l'acide carbonique. Des plantes, elle passe chez les animaux, où on la retrouve dans un certain nombre d'organes, notamment les poils et les plumes. Le fluor est moins répandu, mais il semble avoir cependant un rôle important, car, d'après G. Tammann,

il existe dans l'œuf de poule et le lait de vache[1]. Le brome et l'iode ne se rencontrent normalement que chez les êtres marins; l'aluminium, que chez certaines plantes; le manganèse, en quantités très minimes et capable quelquefois de se substituer au fer, dans beaucoup de végétaux et quelques animaux; enfin, le cuivre, qui existe dans le sang de certains mollusques et crustacés, semble y jouer, d'après L. Frédéricq, le rôle du fer[2]; on sait, en effet, que l'oxyde de cuivre est un oxydant énergique.

On voit, en résumé, d'après ce que nous venons de dire, que es combinaisons minérales qui entrent dans les matières plastiques sont simples et peu nombreuses. Ce sont d'abord l'oxygène et l'azote libre, l'acide carbonique et l'eau, puis les acides phosphorique, sulfurique et nitrique, enfin les chlorures, certains sels de potassium, de sodium, de calcium et de magnésium et une combinaison sans doute plus complexe du fer. Les premières (O, Az, H^2O, CO^2) sont les plus importantes, les seules essentielles, et toutes les matières vivantes ne font qu'en présenter des polymérisations; les autres ne sont ultérieurement entrés dans le complexus protoplasmique que par l'effet, comme le pense Danilewsky, d'une adaptation croissante aux circonstances du milieu.

2° Albuminoïdes.

Les albuminoïdes forment la partie fondamentale du protoplasma animal et végétal, ainsi que nous l'avons vu précédemment. Ce sont des matières incolores, généralement amorphes, bien que quelques-unes cristallisent, comme l'hémoglobine, les grains d'aleurone, etc. Toutes dévient à gauche le plan de la lumière polarisée, mais leur solubilité est différente et varie avec les conditions dans lesquelles elles se trouvent. Enfin, à l'exception des peptones, elles sont très faiblement dialysables;

1. G. Tammann, *Zeitschrift für analyt. Chemie*, t. XXIV, 1885, p. 328, et 1888, p. 322.
2. *Comptes rendus*, t. LXXXVII, 1878.

ce sont donc des matières colloïdales, et ce caractère semble fort important, car il est spécifique de ce que Graham appelait *l'état dynamique* de la matière, par opposition avec l'état statique représenté par la matière cristallisée. Mais il ne faut pas uniquement déduire l'importance de ce caractère de la conception de Graham, attendu que certains albuminoïdes se présentent, comme il a été dit, à l'état cristallin, et que, d'autre part, ainsi que le laisse au moins supposer l'action de ces substances sur la lumière polarisée, il est très probable que les molécules constituantes du complexus albuminoïde sont orientées en réseau cristallin, conformément à l'opinion de Nägeli. L'état colloïdal caractérise donc surtout la grande complexité et la dimension considérable de la molécule et permet d'expliquer, comme l'a fait A. Gautier, que ces matières soient perméables aux réactifs, mais très lentement et de telle sorte que le temps devient une des conditions de la production des réactions organiques. Ainsi affaiblies, mais continues, ces réactions assurent l'incessante production d'énergie que manifestent les êtres vivants [1].

Les différents albuminoïdes se distinguent les uns des autres par des caractères de solubilité, de coagulation et de coloration que nous ne pouvons décrire ici et pour l'étude desquels nous renvoyons aux traités de *Chimie physiologique*. Disons cependant que les *protéides* d'Hammarsten, traités par les réactifs ordinaires, se dédoublent en matières albumineuses (albuminoïdes proprement dits) et en corps plus simples, surtout en hydrates de carbone ou similaires, tandis que les substances albumineuses ne se dédoublent pas sous l'influence de ces mêmes réactifs. C'est ainsi que la mucine (du liquide salivaire, par exemple), traitée par l'acide sulfurique étendu, donne une substance analogue aux hydrates de carbone, la gomme animale de Landwer, dont la formule, d'après Löbisch, serait $C^{12}H^{20}O^{10} + 2H^2O$, analogue à celle de la dextrine. Cette

1. Cf. Albuminoïdes (*Dictionnaire de physiologie* de Richet, I, p. 719).

gomme donne un sucre en C^6, ($C^6H^{12}O^6$), incristallisable, infermentescible, mais qui réduit la liqueur de Barreswill. L'hémoglobine réduite se comporte un peu différemment; traitée aussi par les acides étendus, à l'abri de l'air, elle donne de l'hématine, ou, en présence de NaCl, du chlorhydrate d'hématine ou hémine, corps cristallisé, plus fixe que les hydrates de carbone. Quant aux albumoïdes, ils sont caractérisés par leur résistance chimique; ils n'existent guère, du reste, qu'à l'état solide, dans les téguments et le squelette des animaux et dans certaines parties résistantes des végétaux. Presque toutes ces matières, traitées à chaud par l'eau, deviennent solubles et fournissent de la gélatine. On trouve, dans la kératine, un noyau aromatique très fortement représenté, que les acides ou les alcalis mettent tout de suite en évidence. Les mêmes réactifs ne donnent, avec les matières collagènes, que du glycocolle ($C^2H^5AzO^2$), sorte d'acide amido-acétique.

Enfin les diverses matières albumineuses (qui sont physiologiquement de beaucoup les plus importantes) se distinguent aussi les unes des autres par des caractères très nets. Les albumines sont solubles dans l'eau ; les globulines sont insolubles dans l'eau, mais solubles dans les sels dilués; les nucléo-albumines sont insolubles dans l'eau et les sels dilués, mais solubles dans ces derniers quand il y a excès d'alcali ; elles fournissent, en outre, sous l'influence des sucs digestifs, une matière azotée et phosphorée, la nucléine de Miescher($C^{29}H^{49}Az^9P^3O^{22}$). Les autres albuminoïdes sont d'origine artificielle ; notons cependant que, comme les albumines naturelles, les albumines coagulées traitées par les acides (HCl) ou les alcalis (KOH) donnent des albuminates.

Toutes les matières albuminoïdes contiennent du carbone, de l'azote, de l'hydrogène, de l'oxygène, souvent du soufre, quelquefois du phosphore, plus rarement du fer, dans les proportions moyennes suivantes :

C	50 à 55	pour 100.
H	6,5 à 7,3	—
O	19 à 24,5	—

Az . . . . 15 à 19 pour 100.
S. . . . . 0,4 à 4 —
P . . . . 0,4 à 0,8 —
Fe. . . . . 0,33 à 0,59 —

Le tableau suivant donne la composition centésimale de quelques albumineuses définies : albumine de l'œuf (I), d'après Lieberkühn, fibrine du sang de bœuf (II), d'après Dumas et Cahours, caséine du lait de vache (III), d'après Schérer, albumine du blé (IV), albumine des pois (V), albumine des fèves (VI), gluten-caséine du blé (VII) et légumine des pois (VIII), d'après Ritthausen. Ce tableau pourrait être de beaucoup allongé ; mais il est suffisant pour montrer que les albuminoïdes sont loin de posséder cette fixité, cette identité chimique que l'on rencontre dans la plupart des composés minéraux.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
C.	53,3	52,7	53,7	53,12	52,94	54,33	50,98	51,34
H.	7,1	7,	7,2	7,18	7,13	7,19	6,71	6,98
Az.	15,7	16,6	15,6	17,60	17,14	16,37	17,31	17,48
S.	1,8	1,6	1,	1,55	1,04	0,8	0,9	0,45
O.	22,1	22,1	22,5	20,55	21,75	21,22	24,10	23,75
P^2O^5. . . .	»	»	»	»	»	»	»	3,10

La complexité de l'édifice moléculaire des albuminoïdes a rendu très difficile l'établissement de leur formule de constitution ; ce n'est que depuis les beaux travaux de Schutzenberger et de Danilewsky qu'on a quelques idées précises à cet égard.

Mulder, en traitant les albuminoïdes à une température élevée, par la lessive de soude, obtint, après neutralisation de la liqueur, un précipité gélatineux qu'il appela *protéine*, et il considéra les matières albuminoïdes ou protéiques comme formées par l'union de ce radical avec du phosphore, du soufre, divers sels minéraux, etc. Sterry-Hunt supposait que, à l'état de pureté, l'albumine *désulfurée* renferme les éléments de la cel-

lulose et de l'ammoniaque, moins ceux de l'eau. D'après cette dernière théorie, l'albumine répondrait à la cellulose azotée, la fibrine et la caséine à la dextrine et à la gomme, la gélatine à un nitrile de glucose.

La formule de l'albumine, donnée par Lieberkühn, est restée longtemps classique :

$$C^{72}H^{112}Az^{18}O^{22}S = 1612 \text{ (poids moléculaire).}$$

A propos de cette formule, Löw a fait remarquer que le nombre de ses atomes de carbone est un multiple de celui des atomes de carbone des formules du glucose, de la glycérine, des acides oléique et stéarique. Il semble en conséquence que les graisses, les hydrates de carbone et les albuminoïdes aient pour base un même groupement atomique, mais à des degrés différents de condensation et de polymérisation. D'autre part, A. Gautier a récemment proposé [1], en partant de cette même formule de Lieberkühn, d'indiquer comme suit la formation purement théorique des diverses substances que l'on rencontre dans les cellules hépatiques, par simple dédoublement hydrolytique de la matière albuminoïde.

$$\underset{\text{Albumine.}}{C^{72}H^{112}Az^{18}O^{22}S} + 20\,H^2O = \begin{cases} +\,7\,COAz^2H^4 \text{ (urée)} \\ +\,5\,C^6H^{10}O^5 \text{ (glycogène)} \\ +\,C^{27}H^{46}O \text{ (cholestérine)} \\ +\,3\,C^2H^5AzO^2 \text{ (glycocolle)} \\ +\,C^2H^7AzO^3S \text{ (taurine)} \\ +\,6\,H \end{cases}$$

En se basant sur certaines réactions, Harnak démontra qu'il fallait au moins tripler la formule de l'albumine de Lieberkühn qui devient alors :

$$C^{234}H^{322}Az^{52}O^{68}S^2 = 4618.$$

celle de Lieberkühn restant d'ailleurs :

$$C^{216}H^{336}Az^{54}O^{66}S^3.$$

1. *Chimie de la cellule vivante*, p. 77.

La formule minimum de la globuline des semences de courge serait, d'après Grübler,

$$C^{292}H^{481}Az^{90}O^{83}S^{2} = 6.637.$$

On a donné aussi les formules de la matière collagène et de la gélatine, cette dernière ne différant de la première que par H^2O.

$$\underset{\text{Matière collagène.}}{C^{102}H^{149}Az^{31}O^{38}} + H^{2}O = \underset{\text{Gélatine.}}{C^{102}H^{151}Az^{31}O^{39}}.$$

L'analyse des oxyhémoglobines donne des résultats plus positifs et peut conduire à une formule très générale de la matière albuminoïde. Si, en effet, de la formule de l'hémoglobine, on retranche celle de l'hématine, on obtient la formule de la matière albuminoïde.

$$\underset{\text{Hémoglobine.}}{C^{712}H^{130}Az^{214}O^{245}FeS^{2}} - \underset{\text{Hématine.}}{C^{32}H^{32}Az^{4}O^{4}Fe}$$

$$= C^{680}H^{1098}Az^{210}O^{241}S^{2} = 16218.$$

W. Preyer avait proposé, pour l'oxyhémoglobine, la formule suivante :

$$C^{600}H^{960}Az^{154}O^{179}S^{3}Fe.$$

Enfin, d'après Schutzenberger, la formule de l'albumine de l'œuf serait :

$$C^{240}H^{392}Az^{65}O^{75}S^{3} = 5478,$$

et pour A. Gautier,

$$C^{250}H^{409}Az^{67}O^{81}S^{3} = 5739.$$

Mais ce sont là des formules brutes qui n'indiquent en aucune manière la structure de la molécule et le mode d'agrégation des différentes parties de ce complexus. Les premières notions précises à cet égard datent des beaux travaux de P. Schutzenberger.

D'après ces recherches, Schutzenberger envisage la molécule d'albumine, abstraction faite de la tyrosine et des matières dextriniques toujours en proportions assez faibles, comme une

uréide complexe ou *diuréide* capable de fournir par son dédoublement deux molécules d'urée, de l'acide acétique et un mélange d'acides amidés.

Pour A. Gautier, il y a, dans tout composé albuminoïde, une chaîne ou un noyau central constitué par un groupement dérivé de CAzH et non saturé, par exemple :

$$\begin{array}{c} | \qquad\qquad\quad | \qquad\qquad\quad | \\ -\mathrm{C}-(\mathrm{AzH})-\mathrm{C}-(\mathrm{AzH})-\mathrm{C}-(\mathrm{AzH})- \\ | \qquad\qquad\quad | \qquad\qquad\quad | \end{array}$$

formé par l'union de trois molécules d'acide cyanhydrique, ayant chacune la constitution suivante, en groupement tétratomique (I) ou diatomique (II) :

$$\underset{(\mathrm{I})}{\begin{array}{c} -\mathrm{AzH} \\ | \\ -\mathrm{C}- \\ | \end{array}} \qquad \text{ou} \qquad \underset{(\mathrm{II})}{\begin{array}{c} -\mathrm{C}- \\ \| \\ \mathrm{AzH} \end{array}}$$

A ces deux noyaux se rattachent des groupements diatomiques ou monoatomiques oxygénés, tels que CO ou HO, et, en général, des restes aldéhydiques qui viennent compléter la molécule. On a ainsi :

$$\begin{array}{c} (\mathrm{OH})-\mathrm{C}-(\mathrm{AzH})-\mathrm{H} \\ \| \\ \mathrm{CH^2O} \end{array} \qquad \text{et} \qquad \begin{array}{c} (\mathrm{OH})-\mathrm{C}-(\mathrm{AzH})-\mathrm{H} \\ \| \\ \mathrm{CO} \end{array}$$

A. Gautier s'est, en effet, efforcé de montrer le rôle considérable du groupement cyané CAz dans les transformations et la synthèse naturelle des composés organiques vivants. En se polymérisant, CAzH deviendrait ainsi le squelette des matières albuminoïdes, le noyau autour duquel la molécule totale s'agrégerait. Cette conception explique d'une manière très satisfaisante la formation des composés du groupe urique. La découverte de l'*adénine* du pancréas ($C^5Az^5H^5$), polymère de CAzH, par Kossel, lui a d'ailleurs apporté une véritable confirmation expérimentale.

Si, maintenant, nous rappelons la théorie de Danilewsky, précédemment exposée, il devient possible de concevoir d'une

manière relativement précise la constitution des matières albuminoïdes. En effet, nous avons montré que la molécule albuminoïde est formée d'un certain nombre de noyaux, dont trois peuvent être considérés comme essentiels : le noyau azoté, le noyau aromatique (tyrosine) en C^6H^4, le noyau hydrocarboné (dérivés amidés des acides gras analogues à l'acide lactique) en H.COH, ou gras en CH^2; à ces noyaux viennent s'en adjoindre d'autres moins importants, une diastase notamment et un alcaloïde. Mais la nature et la constitution du noyau azoté, qui représente vraisemblablement l'axe du complexus albuminoïde, restait assez obscure. C'est, comme nous le verrons au chapitre suivant, l'étude des dérivés azotés de l'albumine qui a permis à A. Gautier de fixer la structure de ce noyau, lequel peut affecter l'une des formes suivantes :

$$\text{CAzH} \quad \text{ou} \quad \text{CO} < \begin{matrix} \text{AzH}^2 \\ \text{AzH}^2 \end{matrix}$$

qui expliquent la formation des leucomaïnes et du groupe urique. C'est sans doute à l'agencement différent de ces divers radicaux que sont attribuables, non seulement les écarts de la composition centésimale des différentes matières albuminoïdes [1], mais aussi et surtout leurs propriétés chimiques et physiologiques caractéristiques.

En partant des théories précédentes, relatives à la constitution des matières albuminoïdes, plusieurs auteurs ont tenté d'en faire la synthèse, en France principalement, car, en Allemagne, une certaine école considère cette synthèse comme absolument impossible, en raison de l'absence de phénomènes héréditaires (matière vivante). Les deux principales tentatives de synthèse sont dues à Schutzenberger et à Grimaux.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, P. Schutzenberger considère la molécule d'albumine comme résultant de l'union, avec perte d'eau, de l'urée ou de l'oxamide avec la leucine et les leucéines. En effet, en décomposant les albuminoïdes dans l'autoclave, par la baryte et l'eau, Schutzenberger a obtenu,

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, p. 186, t. Ier.

à + 100 degrés centigrades, de l'ammoniaque, de l'acide carbonique, de l'acide acétique, de l'acide oxalique et enfin des corps en $C^n H^{2n} Az^2 O^4$ qu'il a appelés *glucoprotéines*, non parce qu'ils se rattachent aux sucres, mais parce qu'ils ont un goût sucré. Or, quand on traite une amide par l'eau et la baryte, on obtient aussi de l'ammoniaque et des acides. Par conséquent, dans l'albumine, existe un groupement d'amide; l'amide correspondant à CO^2 est l'urée ou carbamide : il y a d'ailleurs des amides correspondant à l'acide acétique (acétamide), à l'acide oxalique (oxamide), etc. D'autre part, en se décomposant à + 200 degrés centigrades, les albuminoïdes donnent encore de l'ammoniaque et des acides, mais plus de glucoprotéines. A la place de ces derniers corps apparaissent deux groupes de matières, les leucines et les leucéines, dont voici les formules générales :

$$\text{Leucines} = C^n H^{2n+1} AzO^2.$$
$$\text{Leucéines} = C^n H^{2n-1} AzO^2.$$

Les leucines et les leucéines sont donc les produits de dédoublement des glucoprotéines. Or, les leucines, par exemple les leucines en C^6, ont une formule de constitution qui les rapprochent de l'asparagine et de l'acide aspartique, ce dernier acide dérivant de l'acide malique par substitution de AzH^2 à OH.

$$CO(OH) - CH(AzH^2) - CH^2 - CO(OH) = \text{acide aspartique.}$$
$$CO(OH) - CH(AzH^2) - 3(CH^2) - CH^3 = \text{leucine.}$$

Quant aux leucéines, moins bien connues, elles peuvent se dédoubler en acide protéique et glucoprotéine, qui se rattachent aux ammoniaques composées.

$$\underset{\text{Leucéine.}}{4C^4H^7AzO^2} = \underset{\text{Acide protéique.}}{C^8H^{14}Az^2O^5} + \underset{\text{Glucoprotéine.}}{C^8H^{16}Az^2O^4} - H^2O.$$

Pour établir, d'après cette théorie, la synthèse des albuminoïdes, Schutzenberger a d'abord fait la synthèse des leucéines, puis, mélangeant des leucines et des leucéines avec 10 pour 100 d'urée et déshydratant par l'anhydride phosphorique à + 125 de-

grés centigrades, il a obtenu un produit amorphe, solide, offrant presque toutes les réactions des peptones.

Grimaux a visé à obtenir la même synthèse en partant de produits purement minéraux. Il a pris de l'acide aspartique et de l'ammoniaque qu'il a chauffés, et il a obtenu ainsi une matière incristallisable et non dialysable, comme les albuminoïdes, qu'il a appelée *colloïde aspartique*, en raison des propriétés des corps que Graham désignait sous le nom de *colloïdes*. En traitant de l'acide amido-benzoïque par l'urée, il a encore obtenu une autre matière colloïdale, le *colloïde amidobenzoïque* qui présente tous les caractères du précédent et jouit, en outre, de la propriété de se coaguler à + 70 degrés centigrades, comme le blanc d'œuf. Tout récemment, en 1895, Pickering a fait de curieuses recherches sur la digestibilité de ces colloïdes artificiels. Il a montré qu'ils se transforment, *in vitro*, par la pepsine, en présence de l'acide chlorhydrique, en peptones solubles et incoagulables. Il resterait à savoir si l'animal peut arriver à les digérer réellement.

Malgré ces essais, on est bien obligé de reconnaître que la synthèse complète des albuminoïdes est encore à réaliser. Il y a là, du reste, une difficulté toute spéciale qui résulte des propriétés physiologiques des albuminoïdes. Pflüger soutient, en effet, qu'il y a une différence essentielle entre l'albumine *morte* que le chimiste peut seule étudier, et l'albumine *vivante*, siège des réactions organiques. L'albumine morte, à la température ordinaire du corps humain, par exemple, soit + 37°,5 C., est à peu près indifférente aux réactifs et à l'oxygène, et donne, par sa destruction, de l'ammoniaque et des amides. Tout au contraire, l'albumine vivante est en pleine activité à + 37°,5 C. et donne, par sa désassimilation ou son dédoublement, de l'urée, de l'acide urique, etc. Toutefois, cette manière de voir n'est plus rigoureusement conforme à ce qu'on sait aujourd'hui, surtout depuis les belles recherches de A. Gautier. L'urée semble se former dans l'organisme principalement aux dépens des composés ammoniacaux, qui résultent eux-mêmes de la désintégration de la molécule albuminoïde. L'urée serait ainsi

une formation secondaire, et, par conséquent, l'albumine vivante et l'albumine morte donneraient, par leur destruction, des produits identiques. C'est le foie qui interviendrait ensuite pour faire de l'urée ; aussi est-il considéré comme l'organe principal de l'uropoïèse.

Quoi qu'il en soit, Pflüger cherche à expliquer la transformation de l'albumine vivante en albumine morte. Pour lui, le groupement CAzH est fondamental et caractéristique de la matière vivante. La mort consiste dans le passage de cet état à l'état ammoniacal, comme l'indique la formule suivante :

$$\begin{array}{ll} CAzH = CAz \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots & H \\ CAzH = CAz \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots & H \\ CAzH = C \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots & AzH \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} H \\ H \\ H \end{array}} \right\} = AzH^3$$

Nous avons vu, d'ailleurs, que, pour A. Gautier lui-même, ce groupement CAzH est essentiel et constitue pour ainsi dire le squelette de toutes les substances albuminoïdes. Ce savant chimiste a, de plus, montré [1] que les amides se forment dans l'économie par dislocation hydrolytique de ces groupes fondamentaux de l'albumine.

Pour Löw, qui admet comme Pflüger une différence capitale entre l'albumine vivante et l'albumine morte, c'est le groupement aldéhydique de l'albumine vivante qui est essentiel. Au groupement aldéhydique s'ajoute un groupement amidé. La mort est le passage de l'état amidé à l'état imidé comme l'indiquent les formules suivantes :

$$\begin{array}{l} | \\ CH - AzH^2 \\ | \\ C - COH \\ \| \end{array} \qquad\qquad \begin{array}{l} | \\ CH - AzH \\ | \\ CO - CH.OH \\ \| \end{array}$$

Groupement amidé. — Groupement imidé.

Enfin Mosso a cherché à montrer que le vert de méthyle est un réactif de l'état de l'albumine. En effet, le protoplasma vivant n'admet pas cette coloration ; si la vie se ralentit, une

1. *Chimie de la cellule vivante*, p. 123.

légère coloration violette se produit; si le protoplasma est mort, la coloration verte se manifeste complètement[1].

Que faut-il donc conclure de ce qui précède? Assurément, ce que nous appelons *mort* doit être essentiellement caractérisé par le passage d'un état chimique à un autre, ou, en d'autres termes, l'albumine morte n'est plus le même corps *chimique* que l'albumine vivante. La théorie de Pflüger répond à cet égard à la conception que nous nous faisons du phénomène thanatologique. Mais elle n'est pas encore assez développée et n'a pas reçu de sanction expérimentale assez certaine pour qu'on l'adopte sans restriction. Nous reviendrons, du reste, sur ce sujet, quand nous aborderons la *Physiologie de la mort.*

Nous donnons ci-après une classification sommaire des matières albuminoïdes. Cette classification, que nous empruntons à Hammarsten[2] et à Lambling[3], n'est basée que sur des caractères relativement peu importants au point de vue strictement physiologique, solubilités dans l'eau ou les dissolutions salines, coagulations par la chaleur, etc. Malheureusement nous ne pouvons guère, pour le moment, préciser autrement les substances qui nous occupent ici.

I. Matières albumineuses ou albuminoïdes proprement dits. — 1° *Albumines :* substances solubles dans l'eau sans le concours d'une base, d'un sel neutre ou alcalin et coagulant par la chaleur (albumine de l'œuf, sérum-albumine, musculo-albumine, lactalbumine, albumines végétales);

2° *Globulines :* substances insolubles dans l'eau, mais solubles dans les dissolutions de sels neutres, chlorure de sodium, de potassium, d'ammonium, sulfate de magnésium, etc., coagulables par la chaleur (vitelline, myosine, myosinogène et myoglobuline, sérum-globuline, paraglobuline, sérum-caséine,

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, p. 187.
2. *Lehrbuch der Physiol. Chemie*, 1891, p. 12.
3. *Introduction à l'étude des aliments* (*Encyclopédie chimique* de Frémy, t. IX, p. 74).

substances fibrinoplastique et fibrinogène, conglutines et globulines végétales);

3° *Fibrines :* matières insolubles dans l'eau, gonflées par les dissolutions de sels neutres et surtout d'acides étendus, coagulées par l'eau bouillante (fibrines du sang des diverses espèces animales, fibrines végétales);

4° *Matières albuminoïdes coagulées* par la chaleur et les acides minéraux; insolubles dans l'eau et les dissolutions salines; faiblement gonflées par ces dernières et les acides étendus; non colorées par l'iode.

5° *Acidalbumines* ou *syntonines :* matières insolubles dans l'eau, les dissolutions salines étendues, l'alcool froid ou chaud. Fraîchement précipitées, elles sont facilement dissoutes par les acides et les alcalis étendus; elles sont insolubles dans le carbonate de calcium délayé dans l'eau.

6° *Alcali-albumines* ou *albuminoses :* matières très peu solubles dans l'eau et les dissolutions salines, peu solubles dans l'alcool chaud. Elles se dissolvent dans l'eau contenant du carbonate de calcium et chassent l'acide carbonique.

7° *Propeptones* ou *albumoses :* ressemblent aux acidalbumines. Elles sont solubles dans les dissolutions étendues de chlorure de sodium; l'acide nitrique les précipite à froid, mais le précipité se redissout à chaud.

8° *Peptones :* substances très solubles dans l'eau, non coagulables par la chaleur, précipitables ni par l'ébullition avec l'acétate ferrique, ni par l'acide acétique, nitrique, etc.

II. Protéides. — 9° Substances pouvant être dédoublées en une matière albuminoïde et en une autre substance de nature non protéique, matière colorante, hydrate de carbone, etc. (hémoglobines, oxyhémoglobines, méthémoglobines, nucléo-albumines, caséine, gluten-caséine, légumine, nucléines, mucines vraies et mucinoïdes).

III. Albumoïdes. — 10° *Substances amyloïdes*, matières insolubles dans l'eau, dans les dissolutions salines, dans les acides et les alcalis étendus; elles sont colorables par l'iode en rouge brun ou en violet.

11° *Albumoïdes* proprement dites, substances en général insolubles, non dissoutes par les sucs digestifs ; elles se rencontrent dans les téguments, dans les organes de protection et de soutien (kératine, élastine, fibroïne, séricine, etc.).

12° *Substances gélatineuses*, solubles dans l'eau chaude sans modifications ; on les désigne aussi sous le nom de *matières collagènes* (gélatine, chondrine, hyaline, osséine, cartilagéine, gélatines végétales, gliadine, mucidine).

13° *Substances analogues à la spongine*, solubles dans l'eau bouillante après modification (spongine, conchioline, byssus, cornéine, spirographine, etc).

Nous avons compris, dans la classification précédente, les matières albuminoïdes d'origine végétale, comme l'a fait A. Gautier, dans son *Cours de chimie*. Toutefois, Lambling les sépare, et il se base, pour justifier cette façon de faire, sur notre connaissance encore fort incomplète des albuminoïdes végétaux, et sur diverses autres considérations qui ne sont pas sans valeur. Il faut, en effet, se rappeler que si les travaux de Cahours, de Dumas, de Liebig, et ceux plus récents de Brittner et de Weyl, ont montré de grandes analogies entre les albuminoïdes animaux et végétaux, les recherches, toutes nouvelles aussi, de Ritthausen prouvent que cette analogie est loin de l'identité. C'est ainsi que les globulines végétales sont très sensiblement solubles dans l'eau pure, et se rapprochent par ce caractère des albumines, tandis que les globulines animales sont insolubles dans l'eau. D'autre part, plusieurs des groupes albuminoïdes d'origine animale n'ont pas de représentant d'origine végétale. Il ne faut pas oublier non plus que Rubner semble avoir établi que les principes azotés des végétaux sont moins facilement absorbés que ceux d'origine animale (au moins pour l'homme). Enfin, ces différences, plus ou moins implicitement admises et qui demanderaient à être rigoureusement établies, sont la justification de certains faits. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, on tire les meilleurs effets du régime végétal appliqué à la cure des neurasthéniques excités, de même que, inversement, on obtient de bons résultats du ré-

gime animal appliqué au traitement des neurasthéniques déprimés. De cette constatation, on peut rapprocher cet autre fait bien connu, que les végétariens ont, en général, une émotivité, une sensibilité moindres, particulièrement à l'égard des traumatismes et des opérations chirurgicales, plus d'endurance et de passivité que les carnivores, qui se distinguent, au contraire, par leur tendance à l'activité et au mouvement. Quelques aliénistes, Lombroso notamment, vont même jusqu'à prétendre que l'usage de la viande conduit à la manie et au crime. Mais ce n'est là évidemment qu'une exagération de psychiâtre.

D'ailleurs, une différence fonctionnelle entre les albuminoïdes d'origine animale et ceux d'origine végétale est non seulement possible, mais probable *a priori*. Nous avons vu, en effet, avec Danilewsky, que le complexus albuminoïde vivant est le résultat d'une longue adaptation, et que, ainsi que le suppose Cope, l'albuminoïde animal peut être en quelque sorte considéré comme la forme parasitaire de l'albuminoïde, ou, d'une façon plus précise, du protoplasma végétal ; il est donc naturel et nécessaire que le mode vibratoire de ces complexus soit différent, et que, par conséquent, ils produisent, sur un organisme différencié, malgré les modifications diverses qu'ils subissent avant l'assimilation vraie, des effets également différents. Mais, pour le moment, il nous est encore impossible de préciser avec netteté en quoi consistent de telles différences et comment elles se manifestent.

Ces réserves faites, voici comment Lambling classe les matières albuminoïdes d'origine végétale[1] :

1° *Albumines végétales*, solubles dans l'eau, coagulables par la chaleur ;

2° *Matières albuminoïdes du gluten*, insolubles dans l'eau et l'alcool absolu, mais solubles dans l'alcool étendu (glutenfibrine, gliadine, mucidine) ;

3° *Caséines végétales*, insolubles dans l'eau et les dissolutions

1. *Loc. cit.*, p. 77.

salines, solubles dans les acides et les alcalis étendus, coagulables à chaud (gluten-caséine, légumine);

4° *Globulines végétales* correspondant aux globulines animales, mais se dissolvant sensiblement dans l'eau pure. Le sel marin les précipite d'abord de cette dissolution, mais un excès les redissout facilement et un plus fort excès les précipite à nouveau (conglutines, globulines de la noix de Para, des courges, du ricin, etc.).

Il est probable, ajoute Lambling, qu'à chaque albumine ou globuline végétales correspondent une acidalbumine, une alcali-albumine, une peptone et une propeptone. Mais l'étude de ces produits est à peine ébauchée.

Pour terminer ce qui a trait aux substances albuminoïdes, nous devrions peut-être dire un mot des albumines toxiques ou *toxalbumines*. Ces toxalbumines, découvertes d'abord par Weir-Mitchell et T. Reichardt dans le venin des serpents, retrouvées dans le sang des animaux par Mosso, Physalix, Bertrand; dans les extraits d'organes par Roger, Lépine, etc., se présentent sous forme de veno-albumine, veno-globuline et veno-sérine, veno-caséine, veno-peptone, etc. Elles forment ainsi une série en quelque sorte parallèle à celle des albuminoïdes normaux. Mais ces toxalbumines doivent être considérées comme des produits azotés de désassimilation et c'est pourquoi nous ne les étudierons qu'au chapitre des *Réactions chimiques internes*.

3° Hydrates de carbone.

Les corps qui font partie de ce groupe ont pour formule générale $C^n(H^2O)^m$; ce sont donc des combinaisons de l'eau avec le carbone, d'où leur nom. Comme nous l'avons vu ci-dessus, quelques-uns de ces corps entrent dans la constitution de la matière vivante, dans le complexus du protoplasma, mais ils n'apparaissent qu'au cours des phénomènes de dédoublement ou de désintégration. Les corps dont il s'agit spécialement ici ne font pas, au contraire, partie du complexus vivant, mais ils existent néanmoins toujours dans l'organisme

comme matériaux de réserve, destinés à être brûlés et à fournir de l'énergie.

D'une manière générale, ces corps sont des sucres ou se transforment en sucre pour pouvoir être assimilés et ce n'est encore qu'à l'état de sucre qu'ils sont comburés. La plupart de ces sucres sont en C^6 ou en multiples de C^6, comme nous le verrons, mais d'autres sont en C^5, comme l'arabinose, le xylose ($C^5H^{10}O^5$); en C^7, comme l'hepta-mannose ($C^7H^{14}O^7$) et autres sucres, en C^8, C^9 et même C^{10}, comme ceux dont E. Fischer a pu réaliser la synthèse. En outre, quelques-uns font fonction d'alcools, dérivés de la série grasse : ainsi les alcools pentabasiques ($C^6H^{12}O^5$), comme la *pinite* du *Pinus Lambertiana*, la *quercite* des glands de chêne; les alcools hexabasiques en $C^6H^{14}O^6$, comme la *mannite* de la manne et des champignons, la *dulcite* du fusain, la *sorbite* des baies du sorbier, etc.; les alcools heptabasiques en $C^7H^{16}O^7$, comme la *perséite* des fruits de l'avocatier (*Laurus persea*), étudiée par Maquenne..., etc. Mais tous ces sucres sont peu importants au point de vue qui nous occupe ici et c'est pourquoi nous ne nous y arrêterons pas. Nous nous contenterons de passer en revue les principaux types d'hydrates de carbone.

A. Types en $C^6H^{12}O^6$ ou *glucoses*. Les plus importants de ces corps sont le dextrose ou glucose ordinaire, le lévulose, le galactose, le mannitose ou glucose inactif, le dambose, la sorbine, l'eucaline, l'inosite. De ces corps, les uns dévient à droite le plan de polarisation, les autres le dévient à gauche ou sont inactifs. Le dambose, ou sucre de caoutchouc, et l'inosite, ou sucre de viande, qu'on rencontre non seulement dans les muscles, le foie, les reins, le cerveau des animaux, mais aussi dans quelques végétaux, pois, haricots verts, feuilles de noyer (Maquenne), paraissent être des alcools hexatomiques non saturés; ils ne réduisent pas la liqueur cupropotassique ; en outre, tandis que le glucose, le galactose, le lévulose fermentent avec la levure de bière, l'inosite, l'eucaline et la sorbine ne fermentent pas. Enfin, la constitution de quelques-uns de ces corps est connue et permet de voir que les

uns font fonction d'aldéhyde (dextrose), les autres d'acétone (lévulose, sorbine) ou d'alcool hexatomique (mannite), etc. Ces relations sont indiquées par les formules de constitution suivantes :

CH^2OH	CH^2OH	CH^2OH
|	|	|
$CH.OH$	$CH.OH$	$CH.OH$
|	|	|
$CH.OH$	$CH.OH$	$CH.OH$
|	|	|
$CH.OH$	$CH.OH$	$CH.OH$
|	|	|
$CH.OH$	$CH.OH$	CO
|	|	|
CH^2OH	$CH.O$	CH^2OH
Mannite.	Dextrose.	Lévulose.

B. Les types en $C^{12}H^{22}O^{11}$ sont les *saccharoses*. Ils résultent de l'union de deux molécules de glucose avec élimination d'une molécule d'eau ; ils se dédoublent, en effet, par hydratation, en deux corps en $C^6H^{12}O^6$.

Le saccharose, en se dédoublant, donne une molécule de dextrose et une molécule de lévulose ; le lactose, une molécule de dextrose et une molécule de galactose ; le maltose, deux molécules de dextrose. Les principaux saccharoses sont le sucre de canne, qui se rencontre surtout dans la canne à sucre, la betterave, le sorgho, l'érable, et dans divers végétaux usuels, navets, carottes, persil, melon, etc. ; le lactose ou sucre de lait, qu'on rencontre aussi dans certains végétaux ; le maltose existe beaucoup plus rarement à l'état naturel ; il se produit particulièrement au cours de la digestion des matières amylacées, mais son existence est transitoire, car il se transforme immédiatement et n'est assimilé qu'à l'état de glucose.

C. Les types en $C^{18}H^{32}O^{16}$ sont les *trioses* ou *triglucoses*. Ils sont peu répandus et ne se présentent qu'exceptionnellement dans l'organisme vivant ; ils sont cependant intéressants, car ils montrent les condensations successives de $C^6H^{12}O^6$. On les considère, en effet, comme formés par l'union de trois molé-

cules de glucose avec élimination de deux molécules d'eau. En effet,

$$3(C^6H^{12}O^6) = C^{18}H^{32}O^{16} + 2H^2O.$$

Les principaux triglucoses sont le raffinose, le mélèzitose, le mélitose, le tréhalose, etc. Le mélèzitose se dédouble en dextrose, lévulose et galactose.

D. Corps en $(C^6H^{10}O^5)^n$. Le poids moléculaire et, par conséquent, la structure de ces corps, nous sont encore inconnus; ce sont des produits de polymérisation dont le coefficient est au moins égal sinon toujours supérieur à 3. Tous ces corps peuvent se dédoubler et aboutissent finalement au glucose, mais ils ne se comportent pas de la même manière vis-à-vis de l'eau: la dextrine et le glycogène se dissolvent dans l'eau; l'amidon et les mucilages s'y gonflent sans s'y dissoudre; enfin, la cellulose, le ligneux, la tunicine, y sont totalement insolubles. Les principaux de ces corps sont l'amidon, le paramylon de certains vers (*Euglena viridis*), l'inuline des racines d'aunées et de topinambours, la lichénine, la cellulose, l'épidermose, la vasculose, le ligneux des végétaux, la tunicine des tuniciers, la chitine des articulés et des vers-à-soie, la dextrine du frêne et de quelques autres végétaux, le glycogène du foie et des muscles des animaux, les gommes, les mucilages, les matières pectiques, etc.

L'amidon est le corps le plus important et le plus répandu de ce type parmi les végétaux; son coefficient *n* est probablement égal à 3. Toutefois, le grain d'amidon n'est pas homogène et semble formé par des couches concentriques où les hydrates de carbone sont à des degrés variables de condensation. Certains ferments solubles, comme l'amylase, la ptyaline et l'amylapsine pancréatique, le dédoublent, *in vitro,* en dextrine et maltose; ces corps, dans la digestion naturelle, sont dédoublés à leur tour et finalement réduits en glucose.

La cellulose et les matières analogues sont à un degré de condensation plus avancé que l'amidon. Par une série d'hydratations et de dédoublements, elle est ramenée au type en $C^6H^{12}O^6$. D'ailleurs, certains ferments figurés, comme le *Bacil-*

lus amylobacter, semblent attaquer la cellulose et la transformer, au moins partiellement, en sucres assimilables.

La dextrine est beaucoup plus simple; elle apparaît dans le dédoublement de l'amidon. Le coefficient de l'amidon étant *n*, celui de la dextrine serait *n*-2, comme l'indique l'équation suivante :

$$\underset{\text{Amidon.}}{(C^6H^{10}O^5)^n} + H^2O = \underset{\text{Dextrine.}}{(C^6H^{10}O^5)^{n-2}} + \underset{\text{Maltose.}}{C^{12}H^{22}O^{11}}.$$

La dextrine se résout ensuite par hydratation en dextrose.

Le glycogène, ou amidon animal, est un produit de condensation du glucose. D'après A. Gautier, il répond à la formule $(C^6H^{10}O^5)^6,H^2O$. Il existe dans le foie et les muscles, etc., mais se dédouble en glucose pour être comburé.

Enfin les gommes, les mucilages, les matières pectiques, sont également des hydrates de carbone, mais leur constitution est peu connue. Les gommes fournissent une matière sucrée par l'action des acides étendus et chauds et des ferments solubles; peut-être se réduisent-elles aussi en glucoses ou en corps analogues. Les mucilages et les matières pectiques ne subissent pas ce dédoublement; elles disparaissent néanmoins dans l'organisme et semblent capables de fournir de l'énergie; elles doivent donc subir des transformations analogues [1].

4° Corps gras.

Les corps gras sont les éthers triacides d'un alcool triatomique, la glycérine, c'est-à-dire que trois molécules d'acide s'unissent à la glycérine avec élimination d'eau. C'est ce qu'indiquent les formules suivantes, R étant un radical d'acide gras monoatomique.

$$\begin{array}{ccc} CH^2OH & \qquad & CH^2.O.R \\ | & & | \\ CH.OH & & CH.O.R \\ | & & | \\ CH^2OH & & CH^2.O.R \\ \text{Glycérine.} & & \text{Corps gras.} \end{array}$$

1. Cf. Lambling, *op. cit.*, p. 93-94-95. — Cf. aussi Gautier, *Cours de chimie*, t. II, p. 299-306-308, etc.

En remplaçant R par le radical de l'acide stéarique, par exemple ($C^{18}H^{35}O$), on a, le radical (acide-oxydrile OH) se substituant à H de la glycérine :

$$\begin{array}{lclcl} CH^2O - C^{18}H^{35}O & & H^2O & & CH^2OH & & C^{18}H^{36}O^2 \\ | & & & & | & & \\ CH.O - C^{18}H^{35}O & + & H^2O & = & CH.OH & + & C^{18}H^{36}O^2 \\ | & & & & | & & \\ CH^2O - C^{18}H^{35}O & & H^2O & & CH^2OH & & C^{18}H^{36}O^2 \\ \text{Corps gras.} & & & & \text{Glycérine.} & & \text{Acide gras.} \end{array}$$

Les corps gras sont donc des *triglycérides* des acides gras. On peut, du reste, les écrire sous la forme suivante, au lieu de la précédente :

$$C^3H^5 \begin{cases} O.C^{18}H^{35}O \\ O.C^{18}H^{35}O \\ O.C^{18}H^{35}O \end{cases}$$

Ces corps gras peuvent se dédoubler sous l'action des alcalis, comme la potasse ou la soude. L'acide gras se combine à l'alcali pour former des sels appelés *savons*, et la glycérine se sépare.

$$\underset{\text{Corps gras.}}{C^3H^5O^3.R^3} + \underset{\text{Potasse.}}{3\,KOH} = \underset{\text{Glycérine.}}{C^3H^8O^3} + \underset{\text{Savons.}}{3\,(R.OK)}$$

C'est là ce qu'on appelle *saponification*, opération importante qui permet l'absorption des corps gras. Cette saponification est encore obtenue, soit par l'action de la vapeur d'eau à haute température, soit, à la température normale de + 37° C environ, par l'action de certains ferments solubles, comme la stéapsine pancréatique unie à la bile.

Les acides gras combinés à la glycérine appartiennent à deux séries, dont voici les formules générales :

Série formique ou acétique $= C^nH^{2n}O^2$
Série acrylique ou oléique $= C^nH^{2n-2}O^2$.

Les plus abondamment représentés de ces acides, comme aussi les plus importants au point de vue physiologique, sont les suivants :

Acide palmitique $= C^{16}H^{32}O^2 = 256$
Acide stéarique $= C^{18}H^{36}O^2 = 284$
Acide oléique $= C^{18}H^{34}O^2 = 282$

Les corps gras ou graisses neutres se présentent donc, dans la nature, à l'état de :

Tripalmitine $= C^{51} H^{97} O^{6} = 706$
Tristéarine $= C^{57} H^{110} O^{6} = 890$
Trioléine $= C^{57} H^{104} O^{6} = 884$

Les huiles sont principalement constituées par l'éther trioléique de la glycérine (trioléine); les graisses animales, au contraire, telles que le suif, l'axonge ou saindoux, etc., forment un mélange de tripalmitine et de tristéarine, solide à la température ordinaire, avec la trioléine, qui est liquide. En outre de la température qui, chez les animaux supérieurs, joue un certain rôle, la consistance des graisses est donc déterminée par leur teneur en tristéarine et tripalmitine d'une part, et en trioléine d'autre part, cette dernière pouvant tenir les autres en état de fusion ou de dissolution. D'une manière générale, c'est la graisse de mouton qui contient le plus d'acide gras solide (80 pour 100), et la graisse humaine qui en contient le moins (10 pour 100), d'après Munck. Chez les végétaux (olives, noix, amandes, graines oléagineuses, soya, etc.), c'est l'acide oléique qui domine. En moyenne, 100 grammes de graisse saponifiée fournissent 95 grammes d'acides gras et 8g,5 de glycérine. Aux éthers dont nous venons de parler s'ajoutent, presque toujours, dans les composés naturels, d'autres éthers dans lesquels entrent des acides monobasiques et monovalents moins élevés dans la série. Ainsi le beurre contient 68 pour 100 de palmitine et de stéarine, 30 pour 100 d'oléine et 2 pour 100 de triglycérides d'acides butyrique ($C^4 H^8 O^2$), caproïque ($C^6 H^{12} O^2$), caprylique ($C^8 H^{16} O^2$) et caprique ($C^{10} H^{20} O^2$) [1].

5° Matières phosphorées et ferrugineuses.

Les divers principes que nous venons d'examiner brièvement jouent un rôle essentiel dans tout organisme vivant, soit comme matière plastique, soit comme réserves nutritives

1. Cf. Lambling, *op. cit.*, p. 95-98. — Cf. aussi Gautier, *Cours de chimie*, t. II.

(substances Q) que ce protoplasma utilise. Mais, à côté de ces principes, il en est d'autres dont le rôle, plus spécial, n'est sans doute pas moins important; nous voulons parler des matières phosphorées et ferrugineuses. En effet, d'après la théorie de Kossel et d'Altmann, l'acide phosphorique en combinaison avec divers albuminoïdes constitue la partie fondamentale, au point de vue biologique, du noyau, la chromatine. A cet état, l'acide phosphorique fait partie intégrante de la matière vivante et semble même, comme nous le verrons plus loin, y exercer une influence capitale. Le phosphore se rencontre également en combinaison avec des corps gras et des matières azotées, mais alors il ne fait plus partie de la substance vivante; il constitue une matière de réserve particulièrement abondante dans le jaune des œufs très volumineux.

Parmi les albuminoïdes, nous avons indiqué déjà les *nucléo-albumines*, dont les principales sont les caséines, l'ovovitelline du jaune d'œuf, etc. Ces nucléo-albumines sont très répandues dans l'économie animale et végétale, mais au lieu de s'y présenter à l'état fluide, pour ainsi dire, comme les albumines et les globulines des liquides organiques, elles revêtent une forme plus consistante, même dans le lait et l'œuf où leur fluidité est cependant assez notable. Ces nucléo-albumines qui font d'ailleurs partie intégrante du protoplasma, présentent des caractères particuliers dont nous avons dit quelques mots. Elles ne sont solubles ni dans l'eau, ni dans les solutions salines faibles ; elles ne deviennent solubles dans ces dernières qu'en présence d'un excès d'alcali. C'est bien, du reste, cet excès d'alcali qui les dissout, car si on sature l'alcali avec un acide, les nucléo-albumines se précipitent pour redevenir de nouveau solubles en présence d'un excès de base. Soumises à l'action des sucs gastrique et pancréatique, elles se dédoublent en albuminoïdes qui se peptonisent, et en un résidu insoluble constitué par des *nucléines*. C'est là ce qui a fait donner à ces substances le nom de *nucléo-albumines*; enfin, elles contiennent, comme nous le savons, une proportion assez élevée

de phosphore, ce qui n'est pas le cas des autres albuminoïdes.

Que sont maintenant les nucléines? Découvertes en 1866 par Miescher, de Bâle, et étudiées ensuite surtout par Kossel, elles se rencontrent dans les noyaux (nucleus) des globules du pus, dans la tête des spermatozoïdes, dans les globules sanguins des batraciens et des oiseaux et dans les globules embryonnaires, dans le jaune d'œuf, dans les cellules végétales, etc. Voici, d'après Bunge, leur composition centésimale moyenne :

C	36 à 42	pour 100.
H	5 à 7	—
Az	13 à 15	—
O	17,2 à 43,5	—
S	0,5 à 1,8	—
P	2 à 9	—

Mais, d'après les recherches approfondies de Kossel, toutes les nucléines ne se ressemblent pas ; elles se distinguent les unes des autres, non seulement par leur composition centésimale, leur richesse en phosphore — comme l'indique le tableau suivant — mais aussi par leurs produits de dédoublement.

	C	H	Az	P
Nucléine de la levure	40,81	5,38	15,98	6,19
— du jaune d'œuf	42,11	6,08	14,73	5,19
— du pus	49,58	7,10	15,02	2,28
— du sperme de saumon	36,11	5,15	13,09	9,59

C'est pourquoi on peut diviser, avec Hoppe-Seyler, les nucléines en trois groupes :

1° Les nucléines dont le dédoublement fournit de l'albumine, de l'hypoxanthine et de l'acide phosphorique (nucléines de la levure, du pus, des globules rouges à noyau);

2° Les nucléines ne donnant par leur dédoublement que de l'albumine et de l'acide phosphorique (nucléines du jaune d'œuf et de la caséine);

3° Enfin les nucléines ne donnant par dédoublement que de l'hypoxanthine et de l'acide phosphorique (nucléines du sperme des poissons)[1].

Les nucléines sont insolubles ou très difficilement solubles dans l'eau froide, l'éther et l'alcool; elles sont solubles dans les alcalis et les acides étendus, mais ne sont que très difficilement attaquées par la pepsine et la trypsine. Elles présentent un certain degré d'acidité et peuvent se combiner à la baryte pour former des sels. Miescher s'est basé sur la composition de ces sels pour attribuer à la nucléine le rôle d'un acide tétrabasique ayant pour formule $C^{29}H^{49}Az^{9}P^{3}O^{22}$. D'après Lubavin, les nucléines décomposent les carbonates alcalins en dégageant l'acide carbonique; enfin elles sont colorées en jaune par l'iode, et en rouge par le carmin ammoniacal.

On a cru d'abord, avec Liebermann, que les nucléines sont une combinaison de l'acide métaphosphorique ($PO^{3}H$) avec des albuminoïdes. Mais Altmann a montré que cet acide est de l'*acide nucléique*, que l'on rencontre dans le jaune d'œuf, le thymus, le sperme du saumon. Les acides nucléiques sont insolubles dans l'eau, solubles dans les alcalis; ils sont précipités par l'acide chlorhydrique, mais précipitent, en solutions acides, les albumines. Ils ne semblent pas contenir de soufre à l'état de pureté, mais une grande quantité de phosphore. Aussi la nucléine que Miescher a trouvée dans le sperme des saumons, et qui contient 9,6 pour 100 de phosphore, paraît-elle être sensiblement identique à l'acide nucléique.

La nature de l'albumine, associée à cet acide, est encore douteuse; elle est insoluble dans l'eau et difficilement attaquable par la pepsine chlorhydrique. Cependant, d'après Kossel, il se produit aussi une matière analogue aux peptones. Quant à l'hypoxanthine qui apparaît dans le dédoublement des nucléines, elle appartient aux amides, et se présente quelquefois avec d'autres corps de la série xanthique, xanthine, guanine et même adénine. Son importance est considérable à

1. Cf. Lambling, *op. cit.*, p. 123.

cause de ses relations avec l'acide urique, comme le montrent les formules suivantes :

Hypoxanthine $= C^5H^4Az^4O$
Xanthine $= C^5H^4Az^4O^2$
Acide urique $= C^5H^4Az^4O^3$

De plus, la théobromine ou diméthylxanthine et la caféine ou triméthylxanthine du cacao et du café, sont les homologues de la xanthine. L'hypoxanthine, quand elle apparaît, de même que la xanthine, indique donc, comme le pense Kossel, la destruction des noyaux cellulaires, de la nucléine. Nous verrons plus loin le mécanisme de cette destruction.

Aux nucléines sont associées parfois des lécithines, graisses phosphorées et azotées, formées par la combinaison d'acide glycérophosphorique, d'acides gras et d'une base ammoniée, la choline. L'acide glycérophosphorique est lui-même une combinaison de l'acide phosphorique et de la glycérine, comme l'indique la formule suivante :

$$C^3H^5(OH)^2PO^4H^2 = \begin{matrix} OH \\ OH \end{matrix} > PO - O - C^3H^5 < \begin{matrix} OH \\ OH \end{matrix}$$

Strecker envisageait la lécithine comme une combinaison des acides phosphoglycérique et gras avec la névrine ou choline et lui donnait pour formule $C^{42}H^{84}AzPO^9$. C'était donc un oléo-margaroglycérophosphate de choline. Mais les recherches de Hundeshagen et de Gilson n'ont pas vérifié cette manière de voir. On semble plutôt admettre la théorie de Diakonow, qui voit dans la lécithine une combinaison éthérée, la choline y jouant le rôle d'alcool, et dont voici le schéma :

$$\begin{matrix} C^{18}H^{35}O.O \\ C^{18}H^{35}O.O \end{matrix} > C^3H^5 - O - PO < \begin{matrix} OH \quad HO \\ O.C^2H^4 \end{matrix} > Az < \begin{matrix} CH^3 \\ CH^3 \\ CH^3 \end{matrix}$$

La formule qui précède est celle de la lécithine distéarique. Il y a aussi des lécithines dipalmitique et dioléique :

Lécithine distéarique $= C^{44}H^{90}AzPO^9$
— dipalmitique $= C^{40}H^{82}AzPO^9$
— dioléique $= C^{44}H^{86}AzPO^9$

La lécithine est soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, etc., mais insoluble dans les alcalis et les acides étendus; d'après Strecker, elle se combine aux bases; elle n'est réellement attaquée ni par la pepsine, ni par la trypsine, mais la stéapsine pancréatique la dédouble rapidement [1].

La lécithine est très répandue dans l'organisme animal ; elle représente 10 pour 100 de la substance blanche et 17 pour 100 de la substance grise du cerveau, 5 pour 100 du jaune de l'œuf de poule, etc. On la rencontre aussi dans les spermatozoïdes et dans tous les tissus en voie de développement ; elle fait partie du protoplasma, non en qualité de matière vivante, mais comme réserve provenant probablement d'un dédoublement des albumines phosphorées. Traitée par l'éther, puis reprise par l'alcool chaud, elle donne avec la glycérine des boules et des fibrilles qui ressemblent aux tubes nerveux de myéline. Ces boules présentent la croix noire au microscope polarisant. Mais ce qui confère à la lécithine une importance physiologique particulière, c'est qu'elle semble constituer le premier stade vers la dégénérescence graisseuse, qui est la mort la plus fréquente des cellules animales. En raison de son inertie à l'égard des sucs digestifs, la lécithine de l'économie ne provient donc pas de l'alimentation, mais bien du dédoublement de certains albuminoïdes. C'est ce qu'indique, du reste, la présence de la choline (*névrine* de Liebrich) dans la molécule de lécithine.

La choline existe aussi dans la bile avec la cholestérine. C'est un hydrate de triméthylhydroxéthylénamine, dont voici la formule :

$$C^5H^{15}AzO^2 = \begin{matrix} CH^3 \searrow \\ CH^3 \longrightarrow \\ CH^3 \nearrow \end{matrix} Az \begin{matrix} \nearrow OH \\ \\ \searrow C^2H^4.OH \end{matrix}$$

La choline est d'ailleurs une base toxique qui résulte du dédoublement des albuminoïdes. On a trouvé des bases analogues, l'*amanitine*, la *muscarine*, etc., dans un certain nombre de végétaux. Quant aux cholestérines qu'on rencontre à côté

1. Cf. Lambling, *op. cit.*

des lécithines, elles ont une signification purement excrémentitielle.

Les matières ferrugineuses du complexus vivant se relient étroitement aux substances nucléiques que nous venons d'étudier et la dimension considérable des molécules auxquelles elles participent indique qu'elles sont appelées à jouer, dans le fonctionnement biologique, un rôle tout particulier. Chez les vertébrés surtout, le fer est principalement contenu dans le sang, sous forme d'hémoglobine; 100 grammes de sang renferment 5 centigrammes de fer; en outre, même soigneusement lavés, la plupart des tissus présentent encore des traces très sensibles de fer; un homme adulte, de poids moyen, en contient donc environ 3 grammes. Mais ce fer est à l'état de combinaison très complexe, car sa présence n'est pas décelée par l'alcool chlorhydrique ; il est sous la forme dite *organique*. Au contraire, sous la forme dite *minérale*, l'alcool chlorhydrique le met toujours en évidence. Quelle est donc cette forme organique?

Nous verrons plus loin les procédés d'assimilation du fer et les curieuses et intéressantes recherches faites à cet égard par Bunge; mais la résistance des nucléines à l'action peptonisante des sucs digestifs semble s'opposer à l'adoption de cette théorie. Récemment, Schmiedeberg s'est efforcé de démontrer que la forme assimilable du fer est une combinaison intime de ce métal avec l'albumine; il a donné le nom de *ferratine* à cette combinaison, qu'il a extraite du foie de porc et qui a été obtenue synthétiquement par Marfori (Lapicque). Quoi qu'il en soit, en dehors de l'hémoglobine du sang, le fer se rencontre en combinaisons organiques dans les nucléines du jaune d'œuf, du lait, des légumineuses et des céréales. Bunge n'a réussi à isoler et à étudier que la nucléine du jaune d'œuf qu'il nomme *hématogène*, en raison du rôle qu'il lui attribue dans la formation de l'hémoglobine. Cet hématogène a, d'après Bunge, la composition centésimale suivante :

C	42,11	pour 100.
H	6,08	—
Az	14,73	—
S	0,55	—
P	5,19	—
Fe	0,29	—
O	31,05	—

On ignore encore complètement quelle place tient le fer dans l'édifice moléculaire de cette nucléine, mais il est probable que cette place est importante, comme semblent l'indiquer les chiffres ci-après, qui donnent, d'après Bunge, la quantité de fer contenue dans 100 de cendres de :

Lait de chienne	0,14
Chien nouveau-né	0,36
Sang de chien adulte	9,10

Au dire de Bunge, la différence dans la teneur en fer du lait de chienne et du chien nouveau-né est beaucoup plus considérable que ne le marquent les chiffres précédents, puisque, d'après ses expériences, la teneur en fer des cendres du lait est six fois moins forte que celle des cendres du jeune animal. Cette différence tient à ce que le jeune animal possède, au moment de sa naissance, une réserve de fer considérable qu'il utilise ensuite progressivement; car la proportion de fer par kilogramme d'animal vivant diminue au fur et à mesure de la croissance. Cette réserve de fer paraît avoir son siège dans le foie du nouveau-né, lequel contient quatre à neuf fois plus de fer que celui de l'adulte. Ce fer est ensuite utilisé pour la formation de l'hémoglobine. Gottlieb a démontré cette accumulation du fer dans le foie par de soigneuses analyses du tissu hépatique. D'ailleurs, on a observé également que le foie fixe les métaux lourds, le manganèse, le cuivre, le plomb, le mercure. Bunge est porté à admettre que les sels métalliques ainsi fixés par le foie s'y transforment en quelque combinaison inorganique inoffensive. Ce serait une nouvelle preuve du rôle antitoxique joué par cette glande[1].

1. Lambling, *op. cit.*, p. 141.

Il est évident que l'entrée du fer dans le complexus moléculaire de certaines nucléines constitue un fait d'adaptation analogue à ceux que nous avons déjà cités. Et, à cet égard, les analogies fonctionnelles de cette nucléine ferrugineuse et de la chlorophylle sont curieuses. L'une et l'autre se sont développées au cours de l'évolution phylogénétique dans le but de favoriser, si l'on peut employer cette formule téléologique, le fonctionnement physiologique spécifique du complexus vivant dans lequel elle est entrée par adaptation. La chlorophylle n'a vraisemblablement apparu que, le rayonnement solaire s'affaiblissant et la proportion d'acide carbonique diminuant dans l'atmosphère, lorsque les plantes ne furent plus capables par elles seules de réaliser la quantité d'énergie nécessaire pour décomposer CO^2 et fixer le carbone; de même, le fer, agent éminemment oxydant, comme nous l'avons vu, n'entra dans le complexus vivant des animaux que pour faciliter l'oxydation, la transformation des énergies potentielles en énergies cinétiques, qui est le propre du fonctionnement parasitiforme des animaux. Et ce qui le prouve bien, c'est que ni l'hémoglobine, ni la chlorophylle, sous leur forme chimique actuelle, ne sont rigoureusement nécessaires; il suffit que les matières qui se substituent à elles soient capables, l'une d'absorber l'énergie solaire, comme les pigments colorés, l'autre de servir d'agent oxydant, comme le cuivre, qui remplace, dans le sang des céphalopodes, le fer qu'on rencontre chez les vertébrés. Il est également vraisemblable que l'entrée du phosphore et du soufre dans le complexus vivant répond à des nécessités analogues, mais elles sont pour nous beaucoup moins visibles. Bunge attribue au soufre, comme au fer, le rôle d'agent oxydant, mais cette explication n'est guère admissible pour les cellules végétales. Le phénomène est plus obscur encore pour le phosphore. Si son importance est considérable pour la bonne végétation, puisqu'on est obligé de fournir aux sols pauvres en phosphore des engrais phosphatés; pour les jeunes animaux, puisque le lait et les œufs contiennent du phosphore et que, comme l'a montré Dastre, le chorion des ruminants ren-

ferme des réserves de phosphates de chaux que l'embryon utilise, il faut reconnaître cependant que le mécanisme de son action est à peu près inconnu et qu'on ne peut faire, à son égard, que des hypothèses plus ou moins plausibles, hypothèses qui ne deviendront moins incertaines que lorsqu'on connaîtra la constitution atomique des nucléines.

6° Matières minérales.

Les corps vivants présentent un grand nombre de matières minérales. Parmi celles qu'on a pu isoler, il faut citer, en dehors de l'eau, le chlorure de sodium, le chlorure de potassium, la soude, la potasse, la chaux, la magnésie, l'oxyde de fer, le chlore, le fluor, la silice, les acides phosphorique, sulfurique, carbonique, etc., libres et combinés. Mais il s'en faut de beaucoup que toutes ces matières participent à l'édification du complexus vivant ; la plupart, sans doute, n'ont qu'une action de présence et sont nécessaires seulement à la constitution du milieu dans lequel vit le protoplasma. Néanmoins, il est admissible que, par un fait d'adaptation qu'expliquent les conditions ambiantes supportées par les organismes primitifs, certaines matières minérales soient entrées dans l'édifice moléculaire des protoplasmas, comme tendent à le prouver la sensibilité des albumines à l'égard des plus faibles quantités de matières minérales, les expériences de Raulin sur l'*Aspergillus niger*, de Voit et de Forster sur des chiens, et celles de Socin sur des souris. A propos de ces dernières expériences, Bunge a fait remarquer que les matières minérales ne sont peut-être assimilables que si elles se trouvent en combinaison organique, comme la chaux dans le lait. Cette observation, que justifient les expériences trop souvent infructueuses d'alimentation minérale artificielle, tendrait à faire admettre ce que nous disions précédemment, à savoir que certains principes minéraux ont pu, par le fait d'adaptation, entrer dans le complexus protoplasmique vivant et ne sont plus utilisables par lui, s'il a revêtu la forme animale, quand ils ne se présentent pas en

combinaisons organiques plus ou moins voisines ou identiques.

Parmi les combinaisons organiques des matières minérales, on peut citer la combinaison soluble de la caséine et du phosphate de calcium, qui existe dans le lait; dans la maturation des fromages, il se forme aussi probablement un albuminate de soude qui redissout la caséine (Landois). Les albuminates, les peptonates sont presque tous des produits artificiels dont l'utilisation par le complexus vivant est des plus douteuses; nous n'avons donc pas à en parler ici. Quant aux matières minérales à forme inorganique, telles qu'elles sont utilisées par les plantes, nous aurons l'occasion d'y revenir plus loin; nous en avons, d'ailleurs, indiqué, dans le premier paragraphe (cf. p. 20 et sq.) de ce chapitre, les transformations et le rôle biologiques. Tout ce qu'on peut dire ici relativement à ces matières minérales, c'est que, en dehors de celles en petit nombre, au moins d'après ce que nous savons actuellement, qui participent directement à la molécule vivante, ces matières servent surtout à constituer, pour les organismes, les organes de protection et de soutien. Comme le dit très bien Charles Richet, il ne serait peut-être pas difficile d'établir une classification des êtres d'après cette fixation minérale différente, puisque c'est afin de pouvoir se mouvoir et donner des points d'appui à leurs muscles que les animaux accumulent des sels de chaux, tandis que les végétaux, qui n'ont pas besoin d'un squelette aussi résistant, n'amassent que de la potasse. Mais ce choix lui-même semble lié à une fonction plus générale des protoplasmas végétaux et animaux; les premiers, en effet, fixent le carbone par leur chlorophylle, les seconds l'oxygène par leur hémoglobine. Les premiers accumulent de l'énergie que les seconds dépensent, et la nature des matières qu'ils fixent réciproquement se trouve de la sorte entièrement subordonnée à leur adaptation primitive. C'est ainsi que se montre d'emblée, dans les phénomènes les plus généraux de la vie, l'influence exclusive de ces facteurs chimiques dont nous allons maintenant étudier l'action au sein même des êtres vivants.

CHAPITRE III.

RÉACTIONS CHIMIQUES INTERNES DES ÊTRES VIVANTS.

1° Source de ces réactions.

Quelque idée qu'on se fasse de la constitution de la molécule vivante [1], cette molécule est inerte par elle-même, comme toutes les molécules chimiques; elle ne varie et se transforme, ne réagit, que sous l'influence des tensions extérieures, des matériaux introduits dans le milieu. Mais tandis que les molécules chimiques des corps bruts ne peuvent se trouver que dans deux conditions : l'indifférence chimique et la destruction, les molécules vivantes peuvent en rencontrer une troisième : la condition de synthèse, c'est-à-dire de la vie manifestée [2]. A la vérité, les molécules minérales, elles aussi, prennent naissance quand certaines conditions sont réunies; mais quand elles se forment ainsi, ce ne sont pas elles qui manifestent leurs propriétés, mais bien les substances d'où elles proviennent. Dans les molécules vivantes, il n'en est pas ainsi; c'est précisément quand elles manifestent leurs propriétés qu'elles se synthétisent, bien qu'il y ait simultanément, comme nous le verrons, destruction partielle de certains de leurs groupements atomiques. On peut remarquer, d'autre part, que les cristaux lésés ou tronqués, placés dans leur eau mère, se réparent et s'accroissent, mais il n'y a là aucune réaction de synthèse, puisque leurs molécules préexistaient dans l'eau mère, ni manifestation de leurs propriétés spéci-

1. Toutes ces expressions, *molécule vivante*, *substance vivante*, *matière vivante*, sont défectueuses; nous ne les employons ici qu'à défaut de meilleures.

2. Nous verrons plus loin qu'il importe de distinguer la *vie élémentaire* de la cellule ou du plastide de la *vie* des êtres plus complexes, pluricellulaires.

fiques. C'est pourquoi nous disons que les molécules vivantes seules peuvent se trouver dans trois conditions : la condition de synthèse, la condition de destruction et enfin la condition d'indifférence chimique. C'est ce que l'on appelle plus communément, mais moins exactement, la *vie active*, la *mort*, la *vie latente*.

Nous étudierons plus loin ces diverses conditions et les circonstances qui les réalisent. Pour le moment, nous dirons simplement que la condition d'indifférence chimique, appelée *vie latente*, n'existe peut-être pas rigoureusement pour les substances vivantes et n'est, pour ces dernières, qu'un cas de la destruction, où les phénomènes de décomposition sont extrêmement lents à se produire. En admettant, pour le moment, cette manière de voir, que nous justifierons tout à l'heure, il n'y aurait pour la matière vivante que deux conditions : la condition de synthèse et la condition de destruction.

Comme il est facile de le comprendre, les limites de la première sont d'autant plus étroites que celles de la seconde sont plus étendues, et naturellement ce sont ces dernières que nous connaissons le moins mal. Mais ici une nouvelle différence intervient entre les conditions que subissent les molécules inorganiques et les substances plastiques. Dans les premières, en effet, toute réaction est définitive, en ce sens que si elle aboutit à la manifestation des propriétés chimiques du corps, elle détruit ce corps, et le remplace par un ou plusieurs autres, dont les propriétés différentes ne peuvent également apparaître que s'ils se détruisent. Il ne semble pas en être ainsi pour les matières vivantes. J.-W. Judd, du reste, a constaté qu'un cristal peut subir les modifications intimes les plus importantes, qu'elles peuvent altérer profondément ses propriétés optiques et ses autres propriétés physiques, mais que toutefois, si quelques-unes seulement de ses molécules demeurent intactes, le cristal peut conserver non seulement sa forme extérieure, mais encore la faculté de se rénover, de s'accroître et de réparer ses pertes [1].

1. J.-W. Judd, *la Régénération des cristaux* (*Revue scientifique*, 1891, premier semestre, p. 804).

C'est là ce qui se passe à peu près pour les plastides ou les organismes peu compliqués placés dans les conditions de la vie ralentie ou de la vie latente. Une graine, par exemple, peut être conservée fort longtemps, dans un endroit sec, sans perdre la propriété de germer quand certaines conditions sont réalisées. Elle n'est pas pour cela dans la condition d'indifférence chimique complète, car elle respire, c'est-à-dire absorbe de l'oxygène et rejette de l'acide carbonique — quoique en faible proportions — par conséquent elle se détruit, puisqu'elle ne se trouve pas à la condition de synthèse. De même les expériences déjà anciennes de reviviscence sur les infusoires et les rotateurs, celles plus récentes de Duclaux sur les bactéries, de Verworn sur les rhizopodes privés d'oxygène, de Giard à propos de l'*anhydrobiose*, montrent qu'il est possible de placer les substances plastiques dans des conditions telles que la destruction ne soit pas définitive pour la totalité des groupements fondamentaux qui figurent dans ces substances. Les expériences sur les anesthésiques confirment pleinement cette manière de voir.

Mais il arrive que, dans un lot de graines ou d'animaux reviviscents, quelques graines ou quelques protozoaires, ne manifestent plus les propriétés de la matière vivante, quand on les place dans les conditions favorables à cette manifestation. On en conclut à juste titre que ces graines ne sont plus des graines, ni ces protozoaires des protozoaires, puisque, mis dans les conditions voulues, ils ne manifestent pas les propriétés qui les caractérisent. En effet, du chlorure de sodium qui, sous l'influence à chaud de l'acide sulfurique, ne donne pas de sulfate de soude, n'est pas du chlorure de sodium. On en conclut encore que, au cours de la vie latente, certains des groupements ou des matières plastiques ont été détruits et que, par suite, la régénération de ces parties ne peut plus se faire.

C'est là ce qui nous permet de croire que l'état d'indifférence chimique n'existe jamais réellement et qu'il représente — pour les matières vivantes surtout, en raison de leur complexité et

de leur instabilité — une forme très lente, très *successive* de la destruction.

Nous arrivons ainsi à reconnaître que les matières vivantes, et par conséquent les organismes, ne peuvent se trouver que dans deux conditions : la condition de synthèse et la condition de destruction.

Ces deux conditions sont vraisemblablement simultanées, durant l'état de vie, au moins si l'on considère l'ensemble du plastide. En tout cas, leur succession est assez rapide pour que nous n'ayons actuellement aucun moyen de l'apprécier. Elles peuvent s'exprimer par les équations suivantes :

I. $CO^2 + H^2O + Az... = O +$ albuminoïdes $+$ hydrates de carbone $+$ graisses...

II. Albuminoïdes $+$ hydrates de carbone $+$ graisses... $+ O = CO^2 + H^2O + Az...$

La première exprimant les réactions de synthèse, la seconde les réactions de décomposition.

Il faut remarquer que ces deux équations sont rarement complètes, c'est-à-dire que tous les organismes n'aboutissent pas, dans leurs destructions successives, à l'eau, à l'acide carbonique et à l'azote, ni ne partent, dans leurs synthèses, de l'eau, de l'acide carbonique et de l'azote. Les animaux, par exemple, ne fournissent que de l'urée, de l'acide urique, de l'acide hippurique ou des corps plus complexes encore, tous capables d'oxydations plus prononcées ; de même les végétaux n'éliminent pas d'azote libre plus qu'ils ne partent toujours de CO^2, H^2O et Az. Il n'y a guère que la bactérie des nodosités des légumineuses qui réalise rigoureusement cette synthèse. Beaucoup de plantes demandent des combinaisons plus assimilables de l'azote, nitrates, sels ammoniacaux, et même corps amidés. Tous les animaux enfin sont impuissants à réaliser cette synthèse ; ils modifient, transforment, compliquent ou simplifient les albuminoïdes, mais sont incapables de les créer de toutes pièces. En réalité, l'équation totale de synthèse, tout comme celle de décomposition (sauf en ce qui regarde

l'azote dont une quantité extrêmement minime est restituée à l'état libre) finit par s'accomplir, mais grâce à l'intervention successive de plusieurs organismes. Cela est visible pour les phénomènes de synthèse ; cela est encore plus visible pour les phénomènes de décomposition. Nous n'en citerons qu'un exemple. La levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*) transforme le glucose en alcool et acide carbonique suivant l'équation :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\,CO^2 + 2\,C^2H^6O.$$

Cette transformation se fait à l'abri de l'oxygène. En présence de l'oxygène, le ***Mycoderma vini*** va, à son tour, dédoubler l'alcool en eau et en acide carbonique :

$$C^2H^6O + O^6 = 2\,CO^2 + 3\,H^2O.$$

La levure de bière fonctionnant en présence d'une liqueur largement aérée eût donné d'emblée le même résultat final :

$$C^6H^{12}O^6 + 12\,O = 6\,CO^2 + 6\,H^2O.$$

Dans l'organisme humain, l'urée est le terme du dédoublement et de l'oxydation des albuminoïdes. Elle peut apparaître d'un coup par dédoublement hydrolytique de l'albumine dans les cellules anaérobies, mais elle peut aussi n'être produite que successivement, en passant par les leucomaïnes, la guanine, l'acide parabanique, etc.[1]; elle peut également dériver des uréides (acide urique, allantoïne, etc.). Tous ces dédoublements successifs tendent au même but, mais ils peuvent ne pas s'accomplir, comme nous l'avons vu, dans le même organisme. C'est ce qu'a exprimé Lambling quand il a dit : « Souvent le travail des uns ne commence que là où se termine celui des autres[2]. »

Mais ces deux équations n'expriment pas, même schématiquement, la première, le fonctionnement des animaux, la se-

1. Gautier, *op. cit.*, p. 144.
2. Introduction générale aux *Aliments* (*Encyclopédie chimique* de Fremy, t. IX, p. 4).

conde, celui des végétaux. L'équation de décomposition existe dans le règne végétal, comme l'équation de synthèse dans le règne animal. Si chacune des équations semble capable de caractériser le fonctionnement des organismes d'un des deux règnes, c'est que la source à laquelle ces organismes empruntent respectivement tout ou partie de l'énergie dont ils ont besoin n'est pas la même. Chez les plantes vertes, l'énergie dégagée par l'oxydation ne suffit pas pour réaliser les synthèses organiques très complexes ; l'intervention de l'énergie chimique des radiations solaires est nécessaire. Chez les animaux, l'énergie d'oxydation est suffisante pour assurer les synthèses organiques; mais la majeure partie est consommée pour donner du travail mécanique ou pour maintenir, chez les homéothermes, l'invariabilité de température du milieu intérieur. Or, ces différences ne tiennent qu'aux relations, précédemment indiquées, entre le protoplasma végétal et le protoplasma animal, ce dernier, parasite du premier, consommant, à la poursuite de sa nourriture et aux fonctions connexes, une quantité d'énergie précisément équivalente à celle que l'énergie solaire fournit à l'hôte pour l'élaboration de ses synthèses.

En résumé, les réactions destructives s'accomplissent par dédoublement, hydratation et oxydation; les réactions formatrices par réduction, déshydratation et synthèse. Nous allons étudier successivement, et dans ses traits essentiels, leur mécanisme.

2° Dédoublements et fermentations.

Les réactions destructives ne s'accomplissent pas toujours d'un coup; elles se font aussi successivement; on peut même dire que c'est là le cas le plus général. On désigne ces destructions ménagées sous le nom de *dédoublements*.

Ce qui caractérise essentiellement ces dédoublements, c'est qu'ils ne réclament pas la présence de l'oxygène, mais nécessitent le plus souvent l'intervention de l'eau. Ce ne sont donc

pas des oxydations, au moins en apparence. Ainsi, le saccharose se transforme, par hydratation, en glucose :

$$C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^6H^{12}O^6.$$

Plus simplement encore, sans hydratation ni oxydation, le glucose se transforme en acide lactique :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\,C^3H^6O^3.$$

Mais il n'en est pas toujours ainsi. Par exemple, le dédoublement du glucose en alcool, sous l'influence de la levure de bière, se fait de la façon suivante :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\,C^2H^6O + 2\,CO^2.$$

Il n'y a là nulle intervention de l'oxygène extérieur puisé dans le monde ambiant, et cependant il y a dégagement d'acide carbonique, ce qui semble bien indiquer une oxydation et par conséquent un dégagement d'énergie. Et, en effet, voici comment Pasteur a interprété ce résultat. La cellule de la levure a besoin, pour vivre, d'énergie, énergie qu'elle emprunte aux oxydations quand elle se trouve dans un milieu largement aéré. Quand l'oxygène vient à lui manquer, c'est au milieu fermentescible dans lequel elle plonge qu'elle emprunte cet oxygène. Dans le cas présent, c'est au sucre ; d'où le dédoublement en alcool, auquel elle ne touche pas, et en acide carbonique, qui exprime la quantité d'énergie dont elle a eu besoin. La différence calorimétrique des deux systèmes glucose — (alcool + acide carbonique) = l'énergie rendue disponible et dont elle a utilisé, comme les faits le prouvent, la plus grande partie[1]. Il y a donc eu oxydation interne, pour ainsi dire, et l'intervention de l'oxygène puisé dans le monde extérieur n'a pas été nécessaire. Ce phénomène est de la plus haute importance pour l'intelligence des actions de la matière vivante, comme nous le verrons plus loin.

Pasteur a désigné ce fonctionnement de la levure, en dehors

1. Gautier, *op. cit.*, p. 48.

de l'oxygène extérieur, sous le nom de vie *anaérobie*, par opposition à la vie *aérobie*, qui nécessite la présence de l'oxygène ambiant. On croyait autrefois que ce fonctionnement anaérobie est tout à fait exceptionnel. Mais on sait aujourd'hui, surtout depuis les travaux de Duclaux, de Gautier, d'Ehrlich, que ce fonctionnement est au contraire celui d'un grand nombre de microorganismes et d'un nombre plus grand encore de cellules végétales et animales. L'universalité de ce fonctionnement tend à prouver que ce n'est pas l'oxygène, en tant qu'oxygène, qui est nécessaire à la matière vivante, mais bien l'énergie que toute oxydation rend disponible. Par conséquent, toute source d'énergie peut être utilisée par l'organisme, comme nous le voyons pour les plantes vertes.

Les agents de ces dédoublements sont les microorganismes végétaux, levures et bactériacées, désignées vulgairement sous le nom de *microbes*, et beaucoup de cellules végétales et animales qui se comportent comme des organismes isolés. On désigne les premiers sous le nom de *ferments figurés* et l'on donne le nom de *fermentations* aux actions qu'ils produisent, que ces actions se fassent ou non en présence de l'oxygène libre ou ambiant. Nous croyons qu'il convient de s'entendre sur cette appellation de fermentation. On appellera *fermentation* l'action chimique des microorganismes et des cellules qui fonctionnent d'une manière anaérobie, et l'on désignera sous le nom d'*oxydations* tous les effets de l'activité des microorganismes ou des cellules qui fonctionnent d'une manière *aérobie*, c'est-à-dire en présence de l'oxygène libre. Ainsi, la transformation du saccharose en glucose et lévulose, et du glucose en alcool et acide carbonique, celle de l'albumine en urée, glycocolle, glycogène, taurine, etc., sont des fermentations; au contraire, la transformation du glucose en eau et acide carbonique, celle de l'albumine en urée, eau, acide carbonique, etc., sont des oxydations, parce que ces transformations se font en tout ou en partie en présence de l'oxygène libre et grâce à son intervention.

Il importe de remarquer que les fermentations sont directes

ou indirectes, comme le dit Schutzenberger. Elles sont directes quand la cellule accomplit elle-même, dans la trame de ses molécules vivantes, le dédoublement, comme le ferment lactique dédoublant le glucose en acide lactique, ou la cellule hépatique dédoublant l'albumine en urée, glycogène, cholestérine, glycocolle, taurine, etc.; elles sont indirectes quand la cellule sécrète, préalablement à la fermentation proprement dite, un ferment soluble, une diastase, qui dédouble les éléments nutritifs en les hydratant, comme la levure de bière sécrétant l'invertine qui transforme le saccharose en glucose et lévulose, et comme le *Tyrothrix urocephalum*, sécrétant une pepsine qui transforme les albuminoïdes en peptones.

A. *Fermentations indirectes.* — Parmi les éléments du milieu nutritif, il en est certains qui sont inabsorbables directement, c'est-à-dire que les dimensions de leur édifice chimique sont trop considérables pour traverser les membranes, différenciées d'une manière plus ou moins nette, qui limitent le protoplasma ou le corps cellulaire. On sait, en effet, comme l'ont montré les recherches de Traube, que toute membrane formée par une substance chimique se constitue avec des pores plus petits que les molécules de celle-ci. Il en résulte que beaucoup de molécules chimiques complexes, comme celles des albuminoïdes, de l'amidon, etc., ne peuvent traverser ces membranes, n'étant pas, d'ailleurs, solubles dans l'eau qui constitue le véhicule universel et nécessaire de tous les matériaux nutritifs. Pour que ces matériaux (albuminoïdes, amidon, etc.) deviennent assimilables, il faut donc qu'ils subissent une modification préalable qui diminue les dimensions de leur édifice moléculaire sans altérer leurs propriétés nutritives et les rendent en même temps solubles et diffusibles. Cette modification est précisément réalisée par les ferments solubles, sécrétés par la matière vivante comme réaction à l'action chimique produite par le contact d'un milieu nutritif particulier.

Quand on fait agir de la levure de bière sur du sucre de canne ou saccharose, ce sucre est changé en un mélange de deux sucres nouveaux, le glucose ou dextrose et le lévulose, l'un et

l'autre ayant exactement la même composition chimique, mais déviant en sens contraire le plan de la lumière polarisée. Ces sucres dérivent simplement de l'hydratation et du dédoublement du saccharose primitif, comme l'indique l'équation suivante :

$$C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^6H^{12}O^6.$$

Ce dédoublement se produit sous l'influence d'une matière spéciale, l'*invertine*, sécrétée par la levure. Cette invertine est un ferment soluble, dérivé de la désintégration de la molécule albuminoïde et tout à fait analogue à ces ferments solubles et à ces diastases que sécrètent normalement certaines cellules des animaux et des végétaux pour rendre assimilables les éléments du milieu nutritif. Il existe même dans l'intestin de l'homme un ferment inversif, découvert par Claude Bernard, qui jouit exactement comme l'invertine de la levure, de la propriété de dédoubler le saccharose et de le transformer, en l'hydratant, en glucose. La théorie de Danilewsky, exposée plus haut, rend compte de la production de ces ferments solubles. Cette théorie, d'ailleurs, en ce qui touche à l'existence dans toute substance vivante d'un groupement ferment soluble, est vérifiée par les recherches de Lépine, Seegen et Kratschner, qui montrent que les substances albuminoïdes et tous les tissus fournissent des diastases, et principalement des diastases saccharifiantes, en s'altérant. Tiegel a constaté, de son côté, que les globules rouges, au moment où ils sont détruits par l'éther, jouissent aussi, mais à ce moment seulement, d'un pouvoir saccharifiant. Cette apparition de diastase est liée non à la destruction totale du protoplasma, mais seulement à la dislocation de certaines de ses molécules.

Les ferments solubles et les diastases sont des matières azotées extrêmement complexes, dont la formule de constitution est encore inconnue ; ils contiennent de l'hydrogène, du carbone, de l'azote et de l'oxygène, sont solubles, mais précipités de leurs solutions aqueuses par l'alcool ; ce ne sont pas cependant de véritables albuminoïdes, puisque l'acide nitrique ne les

colore pas en jaune et que le chlorure mercurique et le tannin ne les précipitent pas.

Ces ferments solubles se rencontrent à l'état de solution dans les hydroleucites des cellules végétales et dans les vacuoles et le suc cellulaire des cellules animales. Ils traversent par exosmose les parois des cellules végétales, et sont parfois versés dans le milieu ambiant par rupture de la membrane protoplasmique chez les cellules animales.

Les principaux ferments solubles sont les suivants :

La *pepsine* du suc gastrique des animaux transforme les albuminoïdes en syntonine ou alcidalbumine et en peptones. La *trypsine* du suc pancréatique et la pepsine que sécrètent certains microorganismes (*Tyrothrix urocephalum*, *filiformis*, *tenuior*, etc.) et les plantes carnivores et la papaïne du *Carica papaïa*, sorte de trypsine végétale, ont une action identique. Il est impossible d'exprimer par une équation chimique les réactions auxquelles donne lieu ce ferment soluble, puisqu'on ne connaît la formule de constitution ni de l'albumine ni de la peptone. Cependant, il résulte des recherches de A. Gautier et de Diakonow que le premier produit du dédoublement par hydratation de l'albumine, la syntonine, a un poids moléculaire $= 2950$, deux fois moindre à peu près que celui de l'albumine initiale $= 5550$ environ. Par conséquent, d'une molécule albuminoïde résultent 2 molécules de syntonine. Mais la peptone indique un état de dédoublement beaucoup plus avancé, puisque, d'après Schutzenberger[1], 100 grammes de fibrine sèche absorbent, en se peptonisant, 4 grammes d'eau, soit 12 molécules d'eau pour 1 molécule d'albumine.

Il importe de remarquer que ces dédoublements successifs ne se font souvent qu'en présence des acides. La présence de ces acides s'explique naturellement dans les hydroleucites et les vacuoles cellulaires par ce fait que les unes et les autres sont limitées par des parois ou des membranes plus ou moins différenciées et que, d'autre part, dans la dialyse, l'acide passe

1. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CXV, p. 210.

plus vite que la base. Le suc cellulaire a donc toujours une réaction acide. Chez les animaux et notamment chez les animaux supérieurs, cet acide semble être l'acide chlorhydrique, mais il peut être autre. L'intervention de cet acide fait que la syntonine et surtout les peptones ont une réaction acide de plus en plus accusée, bien qu'elles conservent les propriétés générales des substances protéiques. De plus, le dédoublement de l'albumine ne produit pas rigoureusement que des peptones. C'est ainsi que, au cours de la digestion gastrique, des acides amidés apparaissent à côté des peptones. La molécule albuminoïde est donc plus que dédoublée; elle est aussi partiellement disloquée.

La *ptyaline* de la salive des animaux transforme l'amidon en dextrine et en maltose. L'*amylapsine* du suc pancréatique agit de même ; le *ferment hépatique* dédouble également le glycogène en dextrine et maltose; enfin, l'*amylase* des cellules végétales (orge germé, par exemple) transforme aussi l'amidon en dextrine et maltose.

L'action de ces diastases est mieux connue dans ses détails, parce qu'on sait la formule de constitution sinon de l'amidon et du glycogène, du moins du glucose et du maltose. A titre d'exemple, nous allons étudier ici l'action de la ptyaline.

Comme tous les ferments solubles, la ptyaline n'agit qu'en présence de l'eau; elle dissout l'amidon, en fixant de l'eau et en dégageant un peu de chaleur, sans, d'ailleurs, subir elle-même aucune modification essentielle; par conséquent, une petite quantité de ptyaline peut saccharifier une grande quantité d'amidon. Il en est de même, comme on le sait, de l'amylase de l'orge germé utilisée pour la fabrication de la bière. La ptyaline a son optimum vers + 35° C. ; mais, quand elle est humide, son action cesse à + 60° C., car, à cette température, le ferment se détruit. Sèche, au contraire, elle peut supporter, sans s'altérer, une température supérieure à + 100° C. Quand les solutions de ptyaline restent longtemps inactives, elles se détruisent et le ferment cesse d'agir (Landois). Ajoutons que l'action de la ptyaline n'est pas entravée par les autres sucs

digestifs à la condition que le milieu ne soit ni trop acide ni trop alcalin ; un excès de sucre (2 à 2,5 pour 100) produit le même effet.

La ptyaline dédouble l'amidon en dextrine et en maltose, comme le montre l'équation suivante :

$$\underset{\text{Amidon.}}{(C^6H^{10}O^5)^6} + 4H^2O = 2\underset{\text{Dextrine.}}{(C^6H^{10}O^5)} + 2\underset{\text{Maltose.}}{(C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O)}.$$

qu'ont établie les recherches de Sullivan, de Musculus et de von Méring. D'après Brücke, il se produit plusieurs espèces de dextrine qui se distinguent les unes des autres par leur coloration en présence de l'iode. Il se forme d'abord de l'*érythrodextrine*, colorée en rouge par l'iode, puis de l'*achroodextrine*, qui ne se colore plus par l'iode, mais réduit la liqueur de Fehling. Quant au maltose, qui se produit à la place du glucose qu'on croyait autrefois succéder à l'action de la diastase salivaire, il a une constitution voisine de celle du glucose, bien que possédant une molécule d'eau de moins, mais cette molécule y existe à l'état d'eau d'hydratation et lui permet de se transformer en glucose, ce qui le distingue du saccharose. La ptyaline ne peut pas dédoubler le maltose en dextrose, mais cette transformation est accomplie dans l'intestin par les microorganismes qu'il contient, si, comme le croit Landois, ce sont ces microorganismes (levures, bacilles de la fermentation lactique ?) qui sécrètent l'invertine qu'y a découverte Claude Bernard. D'après Dastre et Bourquelot, la plus grande partie du maltose est cependant absorbée sans avoir été modifiée. La ptyaline transforme également l'achroodextrine en maltose par le mécanisme indiqué ci-dessus, mais l'érythrodextrine ne semble pas se saccharifier.

Nous avons vu précédemment comment agit l'*invertine;* elle dédouble, par simple hydratation, le saccharose ou sucre de canne en glucose ou dextrose et lévulose. On doit aussi mentionner le ferment *glycolytique* du sang, qui hydrate et dédouble le glycogène et les sucres musculaires et dont l'existence a été constatée par Cl. Bernard et Lépine.

La *cellulase* végétale se comporte vis-à-vis de la cellulose comme l'amylase ou la ptyaline à l'égard de l'amidon. On croit que le *Bacillus amylobacter* produit, dans l'intestin des herbivores, cette diastase, ce qui permet à ces animaux d'absorber la plus grande partie de la cellulose, indigérable, au contraire, pour nous.

La *stéapsine* du suc pancréatique et la *saponase* des cellules végétales, la bile, plus faiblement et d'une manière encore douteuse quand elle agit seule, dédoublent les graisses neutres en glycérine et acides gras, par hydratation, comme le montre cette équation :

$$C^{57}H^{110}O^{6} + 3\,H^{2}O = C^{3}H^{8}O^{3} + 3\,(C^{18}H^{36}O^{2})$$

Stéarine. Glycérine. Acide stéarique.

En se combinant à des alcalis, soude ou potasse, les acides gras ainsi mis en liberté forment les savons, stéarates, palmitates et oléates, qui sont solubles.

Un certain nombre de microorganismes végétaux (schizomycètes) agissent également sur la glycérine ; mais ils donnent lieu à des fermentations qui se rattachent aux *fermentations directes*.

Il existe un très grand nombre d'autres ferments, moins importants, comme la *laccase* de l'arbre à laque (Bertrand), qui semble un ferment oxydant ; la *myrosine*, qui dédouble le myronate de potasse en essence de moutarde et produits divers (Guignard) ; comme l'*émulsine*, qui dédouble l'amygdaline en dextrose, acide cyanhydrique et aldéhyde benzoïque ; comme la *rhamnase*, qui dédouble la xanthorhamnine, glucoside des semences du *rhamnus*, en dextrose et en rhamnine ; comme l'*inulase*, qui transforme l'inuline en lévulose ; la *maltase*, le maltose en dextrose ; la *tréhalase*, le tréhalose ou sucre des champignons en dextrose ; comme la *présure* ou *lab*, qui coagule la caséine du lait et la caséine végétale et paraît les dédoubler en un albuminoïde soluble et en un sel de chaux insoluble (caseum), etc. [1], et d'autres ferments d'origine ani-

1. Cf. E. Bourquelot, *les Fermentations*.

male, sur lesquels nous aurons à revenir. Mais il suffit d'avoir indiqué d'une manière générale leur mode d'action. Cependant l'existence de certains de ces ferments ne paraît pas bien nettement établie. Ainsi Jacquet, ayant fait voir que les corps les plus oxydables, comme les sucres, mélangés au sang, ne s'oxydent presque pas, tandis qu'ils s'oxydent très rapidement si on ajoute à ce sang une petite quantité de pulpe fraîche de divers organes, poumons, muscles, etc., en a conclu que les tissus doivent contenir un *ferment oxydant*. Mais cela ne paraît pas nécessaire. Le sang contient de l'oxygène, soit; mais il reçoit aussi le produit du fonctionnement anaérobie des cellules, et, par conséquent, de l'hydrogène ; c'est ce qui se produit notamment dans la transformation des oxacides en acides gras par réduction et dans la dislocation de la molécule d'albumine dans la cellule hépatique, comme nous le verrons plus oin. Hoppe-Seyler a très bien expliqué ce qui se passe alors. La molécule d'oxygène ordinaire et indifférent O^2 est dédoublée par H à l'état naissant en deux atomes d'oxygène actif, O. L'hydrogène fixe un des atomes d'oxygène pour former de l'eau, et l'autre atome d'oxygène, doué d'un pouvoir oxydant énergique, brûle le sucre et les autres matériaux combustibles. Dans l'expérience de Jacquet, l'hydrogène à l'état naissant fourni par le fonctionnement anaérobie des cellules manquant, la molécule indifférente d'oxygène n'a pas été dédoublée et l'oxydation ne s'est pas produite; elle n'a eu lieu que lorsqu'on a ajouté à ce sang des pulpes d'organes où le fonctionnement anaérobie, ayant mis de l'hydrogène en liberté, a permis à un atome d'oxygène de retrouver son activité et d'exercer son pouvoir oxydant.

A. Gautier a montré[1] qu'il existe de très grandes analogies entre ces ferments solubles, les toxines des microbes pathogènes et les *toxalbumines* des venins. L'invertine de la levure, injectée en petite proportion, élève rapidement la température

1. *Chimie de la cellule vivante*, p. 109-112. — Cf. aussi Gautier, *Toxines microbiennes et cellulaires*, 1896.

des animaux, comme l'a montré Roussy; 30 centigrammes de peptone ordinaire injectés suffisent à tuer 1 kilogramme de lapin.

D'autre part, la *tuberculine* des cultures du bacille de Koch, la *malléine* de la morve et la diastase de la péripneumonie infectieuse des bêtes à cornes se comportent comme des ferments solubles. Comme le dit A. Gautier, les toxines, de même que les vaccins, semblent surtout agir comme ferments solubles en modifiant lentement et profondément la nutrition des cellules; leur action n'est pas immédiate et ce n'est qu'au bout d'un certain temps d'*incubation* que se produit la fermentation qui donne lieu soit à la maladie, soit à l'immunité, tandis que les poisons chimiques agissent toujours presque instantanément et d'une manière définitive. De telle sorte qu'on est porté à croire que l'action pathogène des toxines des microbes et des venins est uniquement due aux phénomènes fermentatifs qu'ils provoquent, phénomènes fermentatifs qui ont pour résultat d'altérer la composition des éléments nutritifs des cellules de l'organisme intoxiqué, de les rendre impropres à l'assimilation, ou même de modifier et d'attaquer la matière propre de ces cellules.

En résumé, les ferments solubles dédoublent les éléments nutritifs en les hydratant et ce dédoublement peut être simple, comme celui que produit l'invertine, ou complexe, comme celui qu'amène l'action de la pepsine. Mais, en général, il n'y a pas, dans ce premier phénomène destructif, intervention de l'oxygène soit libre, soit déjà combiné, et, par conséquent, il n'y a pas d'oxydation interne, quoiqu'il puisse se dégager un peu de chaleur, comme dans la saccharification de l'amidon par la ptyaline. Cependant, on ne saurait nettement séparer ces fermentations indirectes des fermentations directes; car, comme nous allons le voir, les deux phénomènes se succèdent immédiatement et semblent même parfois se confondre.

B. *Fermentations directes.* — Au point de vue chimique, rien ne semble en apparence distinguer les fermentations indirectes des fermentations directes. Il n'en est pas ainsi au point de

vue physiologique et nous avons cherché à établir que les fermentations indirectes s'accomplissent en dehors de l'organisme qui les cause, par l'intermédiaire d'un ferment soluble que fait apparaître, dans la cellule, le contact, soit immédiat, soit transmis par le système nerveux, du milieu nutritif. Les ferments solubles et les diastases produisent des actions relativement simples qui se caractérisent essentiellement par un dédoublement accompagné d'une hydratation. Les fermentations qui s'accomplissent dans la trame même de la substance vivante ne sauraient être aussi simples, parce que la matière vivante, en raison de son extrême sensibilité, de son instabilité, réagit de mille manières, de telle sorte que les produits de dédoublement qu'elle donne doivent être plus avancés et multiples, surtout quand il s'agit d'albuminoïdes, de protéides ou d'albumoïdes, dont les nombreux groupements chimiques peuvent tous successivement se montrer. Voilà une première différence. Mais il en est une autre plus importante encore. Les fermentations indirectes ne donnent jamais de produits d'oxydation, même interne, comme CO^2 ou H^2O; mais, en raison même des conditions de leur production, elles ne donnent jamais non plus de produits de réduction, comme l'hydrogène libre. Au contraire, les fermentations directes ont lieu en milieu anaérobie et partant réducteur; elles sont donc caractérisées, non seulement par des dédoublements plus avancés, mais encore, soit par de l'hydrogène libre, soit par des produits d'oxydation interne, tels que CO^2, et quelquefois par les deux. La différence ainsi établie entre les fermentations directes et les fermentations indirectes a une importance notable, ainsi que nous l'établirons en étudiant les phénomènes intimes de la nutrition.

Les fermentations directes sont innombrables, et il ne rentre nullement dans le cadre de ce livre de les exposer toutes. Nous allons seulement rappeler brièvement leurs principaux types.

Le cas le plus simple est fourni par le ferment lactique (*Bacillus acidi lactici*), qui transforme le lactose ou sucre de lait

en glucose par hydratation, puis dédouble ce glucose en acide lactique, suivant l'équation :

$$C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O = 2C^6H^{12}O^6 = 4C^3H^6O^3.$$

Cette fermentation se produit aussi dans la cellule musculaire ; le glycogène et les sucres musculaires saccharifiés sont transformés, plus ou moins complètement, en acide lactique qu'on retrouve dans le muscle fatigué.

On se rend compte ici de la confusion, déjà signalée précédemment, entre les fermentations indirectes et les directes ; la transformation du lactose en glucose est due à la sécrétion d'un ferment soluble ; c'est une fermentation indirecte, mais la transformation du glucose en acide lactique, qui est un dédoublement plus simple encore, puisqu'il n'y a même pas intervention de l'eau, est une fermentation directe, car elle s'accomplit dans l'intimité de la matière vivante, du protoplasma du bacille, et sans intervention visible de l'oxygène, quoique le ferment lactique ne soit pas réellement un organisme anaérobie. Mais l'intérêt de cette fermentation n'est pas là ; il a été bien mis en évidence par A. Gautier, auquel nous empruntons les lignes suivantes : « Grâce au changement de la matière sucrée en acide lactique, une partie de l'énergie potentielle est passée du sucre, où elle était emmagasinée, dans les produits fabriqués par les nouvelles cellules du ferment. Cet emprunt d'énergie lui a permis de faire, avec un aliment très simple, de l'albumine, des hydrates de carbone divers, des graisses, etc. ; il a pu organiser la matière inerte, fonctionner et se reproduire. Une molécule de glucose donne, en effet, en brûlant au calorimètre, 1 355 calories ; les deux molécules d'acide lactique formées ne fournissent plus, lorsqu'on les brûle, que 1 318 calories. Différence : 37 calories disparues dans le passage du système *sucre* au système *acide lactique*. Ce sont ces 37 calories, ou plutôt l'énergie qui leur correspond, qui ont été mises à la disposition du ferment qui les a employées à former et à organiser les substances de ses tissus nouveaux[1]. »

1. *Chimie de la cellule vivante*, p. 43.

L'interprétation de cette fermentation nous permet d'entrevoir la signification précise du rôle de l'oxygène et de la fonction respiratoire.

Le second type est celui de la fermentation alcoolique provoquée par la levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*). Comme le ferment lactique, cette levure dédouble indirectement, c'est-à-dire par sécrétion d'un ferment soluble, le saccharose en glucose et lévulose. Cette fermentation indirecte accomplie, elle attaque le glucose et le change en alcool et acide carbonique, suivant l'équation :

$$C^6H^{12}O^6 = 2C^2H^6O + 2CO^2.$$

Ce dédoublement peut se faire à l'abri de l'air, quoique, en général, la levure consomme une petite quantité d'oxygène, environ 1 centimètre cube par heure et par gramme de levure fraîche à 20° C., d'après A. Gautier. D'ailleurs, l'existence de CO^2, dans les produits de la fermentation, prouve tout au moins une oxydation interne. Il y a eu, dès lors, une certaine quantité de chaleur dégagée ; d'ailleurs, le passage du système *glucose* au système *alcool + acide carbonique*, doit dégager 71 calories par molécule de glucose dédoublée ; mais les faits prouvent que la chaleur apparue et dissipée pendant la fermentation est très inférieure à cette quantité[1]. L'énergie que mesure la différence entre la chaleur dégagée et la chaleur apparue et dissipée a été employée par la levure à l'édification d'une petite quantité de nouvelles cellules. Les chiffres suivants expriment, d'après A. Gautier, les résultats chimiques divers de cette fermentation.

1000 grammes de saccharose transformés par l'invertine en 1055 grammes de glucose et lévulose donnent, sous l'action de la levure et en dehors de l'action efficace de l'oxygène libre :

1. A. Gautier, *op. cit.*, p. 48-49.

Alcool éthylique	506g,15
Autres alcools (amylique, propylique, etc.)	0 ,545
Ether et glycol	1 ,60
Glycérine	28 ,30
Acides acétique et succinique	6 ,57
Acide carbonique	492 ,95
Levure nouvelle à l'état sec	15 ,00
Total	1051g,11

A la fermentation alcoolique se rattache étroitement la fermentation butyrique. Mais il y a deux sortes de ferments butyriques. Le premier sur lequel nous voulons appeler l'attention a été récemment découvert par Winogradski; il jouit de la propriété de fixer l'azote libre, et nous aurons bien des fois l'occasion d'en parler. C'est un bacille assez volumineux, immobile, donnant facilement des spores qui se colorent en bleu par l'iode comme l'amidon. Ce microbe, visible à un grossissement de 500 diamètres environ, transforme le glucose en acide butyrique avec dégagement d'acide carbonique et d'hydrogène, suivant l'équation :

$$C^6H^{12}O^6 = C^4H^8O^2 + 2CO^2 + 4H.$$

Il se comporte ainsi comme le ferment butyrique ordinaire et est peut-être analogue au *Bacillus amylobacter* du beurre rance et des fromages, ferment typique que Van Tieghem considère comme un agent très actif de la décomposition dans le sol des plantes dont il détruit la cellulose.

La réaction précédente présente tous les caractères des fermentations directes, c'est-à-dire des dédoublements accomplis en milieu réducteur; c'est pourquoi nous voyons apparaître non seulement de l'acide carbonique, résultat d'une oxydation interne, mais aussi de l'hydrogène libre. Cette réaction établit en outre un point très important : le passage des hydrates de carbone aux acides et aux corps gras. Elle explique aussi, comme nous allons le voir, la transformation des aliments amylacés en graisses par les cellules animales pour constituer leurs réserves nutritives.

Cela est encore plus évident avec le ferment butyrique ordinaire ou *Bacillus amylobacter*. Ce ferment jouit du pouvoir de transformer les lactates en butyrates, suivant la formule :

$$2(C^3H^5O^3)^2Ca + H^2O = (C^4H^7O^2)^2Ca + CO^3Ca + 3CO^2 + 4H^2.$$

Cette équation est tout à fait parallèle à la précédente et à celles que le *Bacillus amylobacter* donne avec le glucose et l'amidon, mais un premier phénomène de synthèse organique y est apparent. En effet, à l'abri de l'oxygène, le ferment butyrique construit, avec une molécule d'acide lactique à 3 atomes de carbone, une molécule plus complexe à 4 atomes de C (acide butyrique). Il réalise donc une synthèse. De plus, comme le fait remarquer A. Gautier, le système final (acide butyrique) contenant plus d'énergie que le système initial (acide lactique), il faut que le ferment transforme la chaleur sensible en énergie chimique latente ou potentielle. Or, cette synthèse, analogue, quoique moins compliquée et moins active, à celle qui se fait sous l'influence de la chlorophylle, a lieu à l'abri de l'oxygène libre. L'oxygène ambiant n'est donc pas toujours nécessaire si la matière vivante trouve par ailleurs une source capable de lui fournir l'énergie dont elle a besoin pour l'élaboration de ses synthèses organiques.

Dans les cellules végétales et animales, il y a constamment transformation des hydrates de carbone (sucres) en acides et en corps gras. La synthèse qu'accomplit le *Bacillus amylobacter* est caractéristique à cet égard. Mais il en est de plus complexes qui se produisent avec départ d'acide carbonique et d'eau. Il y a oxydation interne, bien que le phénomène se passe toujours sans intervention de l'oxygène libre.

La transformation des sucres en graisses, prévue par A. Gautier, a été récemment démontrée, dans l'organisme animal, par Richet et Henriot. En effet, un repas copieux, composé d'hydrates de carbone, est suivi, deux heures environ après l'ingestion, d'un dégagement considérable d'acide carbonique, qui ne correspond pas du tout à une augmentation proportionnelle de l'oxygène absorbé dans le même temps. Or, ce déga-

gement d'acide carbonique provient de la formation de graisse aux dépens des sucres digérés, suivant l'équation :

$$13\,C^6H^{12}O^6 = \underset{\text{Oléostéaropalmitine.}}{C^{55}H^{104}O^6} + 23\,CO^2 + 26\,H^2O$$

Tout le glucose absorbé n'étant pas nécessaire aux oxydations organiques, une partie se dédouble, forme de la graisse, qui est emmagasinée pour constituer des réserves nutritives, et l'eau et l'acide carbonique, qui résultent en sus de ce dédoublement, sont éliminés par les reins et par les poumons.

Les graisses ainsi formées ou provenant de l'apport alimentaire subissent, elles aussi, diverses transformations. Nous avons vu que, grâce à la stéapsine pancréatique et à d'autres ferments analogues, les graisses neutres sont dédoublées en glycérines et acides gras. Mais, entre cette fermentation et l'oxydation totale, il est probable qu'elles parcourent plusieurs stades dont quelques-uns nous sont connus. Quand le milieu est neutre, il se forme de l'acide succinique, un mélange d'acides gras, de l'acide carbonique et de l'hydrogène libre. Fitz a montré que, avec le *Bacillus subtilis* des infusions de foin, on a de l'alcool, de l'acide caproïque ($C^6H^{12}O^2$), de l'acide butyrique ($C^4H^8O^2$) et de l'acide acétique ($C^2H^4O^2$). Dans d'autres fermentations, il se forme surtout de l'alcool butylique ($C^4H^{10}O$) (Landois). Les acides gras, surtout quand ils sont à l'état de savons calcaires, se dédoublent facilement. Ainsi, le formiate de calcium donne du carbonate et de l'hydrogène :

$$CH^2O^2 = CO^2 + H^2.$$

Dans les mêmes conditions, l'acétate donne du carbonate et du formène.

$$C^2H^4O^2 = CO^2 + CH^4.$$

Enfin, on suppose que les acides succinique et oxalique, les acides caproïque, valérique, butyrique, homologues de l'acide stéarique et de l'acide palmitique, et de plus en plus pauvres en carbone, se produisent au cours du dédoublement, mais ce sont là les effets de l'oxydation croissante, comme nous le verrons.

Les plus importantes des fermentations de ce genre sont celles qui intéressent les matières albuminoïdes, et c'est encore une bactériacée, le *Tyrothrix urocephalum*, qui va nous en apprendre le mécanisme.

Ce *Tyrothrix urocephalum*, formé de petits bâtonnets cylindriques doués d'un mouvement rapide, est moins vulnérable, bien que très nettement anaérobie, que le ferment butyrique à l'oxygène, qu'il se contente de faire disparaître en se créant, pour ainsi dire, une atmosphère d'acide carbonique. Ensemencé dans du lait pur, ce microorganisme attaque les albuminoïdes du lait; il commence par sécréter une pepsine qui transforme une partie de ces albuminoïdes en peptones, dont il se nourrit, puis il en détruit une autre partie en donnant, outre de l'acide carbonique et de l'hydrogène, un peu d'ammoniaque, des ptomaïnes, de l'acide valérianique, de la leucine et d'autres amides, de la tyrosine et enfin de l'urée, tous produits analogues à ceux que forme l'organisme humain. Cette dislocation de la molécule albuminoïde se fait, ne l'oublions pas, en dehors de toute intervention de l'oxygène et sans que les sucres et les matières grasses du lait aient été attaqués par le tyrothrix[1].

D'après A. Gautier, il existe deux types principaux de dédoublement, anaérobie et par hydratation, de la molécule albuminoïde, types dont nous aurons à chercher la signification physiologique. Le premier se produit surtout dans les cellules conjonctives et adipeuses; le second, dans les cellules hépatiques.

Voici l'équation schématique qui exprime le premier dédoublement, en faisant abstraction des produits secondaires en quantité plus ou moins minime :

$$\underset{\text{Albumine.}}{4\,C^{72}H^{112}Az^{18}SO^{22}} + 68\,H^2O$$

$$= \underset{\text{Urée.}}{36\,COAz^2H^4} + \underset{\text{Oléostéaropalmitine.}}{3\,C^{55}H^{104}O^6} + \underset{\text{Glycogène.}}{12\,C^6H^{10}O^5} + 4\,SO^3H^2 + 15\,CO^2.$$

Cette équation ne va pas nous arrêter longtemps, car nous

1. A. Gautier, *op. cit.*, p. 60-61.

savons comment les corps gras et les sucres sont dédoublés, le glycogène passant par hydratation à l'état de glucose, et nous verrons plus tard comment ils sont définitivement brûlés et réduits en H^2O et CO^2. Quant à l'urée, à l'acide sulfurique et à l'acide carbonique, ils sont éliminés.

La seconde équation, également empruntée à A. Gautier, donne lieu à des dédoublements intermédiaires beaucoup plus compliqués :

$$\underset{\text{Albumine.}}{C^{72}H^{112}Az^{18}SO^{22}} + 20\,H^2O$$

$$= \underset{\text{Urée.}}{7\,COAz^2H^4} + \underset{\text{Glycogène.}}{5\,C^6H^{10}O^5} + \underset{\text{Cholestérine.}}{C^{27}H^{46}O} + \underset{\text{Glycocolle.}}{3\,C^2H^5AzO^2} + \underset{\text{Taurine.}}{C^2H^7AzSO^3} + 6\,H$$

Cette équation indique que le dédoublement se fait par pure hydrolyse, en milieu réducteur. Elle indique aussi que pour 110 grammes d'albuminoïdes secs, qui représentent la ration quotidienne d'un homme adulte, il doit se produire, si ces substances se disloquent d'après la dernière équation, 28g,5 d'urée. Mais nous venons de voir que la molécule albuminoïde se dédouble aussi suivant une autre équation qui donne 33 grammes d'urée environ pour 110 grammes d'albuminoïdes; soit en tout et en moyenne 30 grammes d'urée par jour. Or ce chiffre moyen de 30 grammes d'urée en vingt-quatre heures est bien conforme à la réalité [1].

La cholestérine de l'équation précédente est dédoublée et brûlée comme les graisses. La taurine et le glycocolle sont éliminés sous forme d'acides biliaires, taurocholique et glycocholique, qui résultent de l'union avec perte d'eau du glycocolle et de la taurine avec l'acide cholalique. C'est surtout sous cette forme d'acide taurocholique que sont éliminés les atomes de soufre des molécules albuminoïdes dissociées dans le foie. L'acide cholalique apparaît quelquefois ultérieurement comme produit de dédoublement, par hydrolyse, des acides biliaires.

Toutefois les substances que nous venons de mentionner

1. A. Gautier, *op. cit.*, p. 76-79.

comme produit du dédoublement hydrolytique de la molécule albuminoïde, urée, glycocolle, taurine, etc., sont en quelque sorte des résultats extrêmes avant lesquels s'intercalent des produits de dédoublement moins avancés, corps amidés, leucomaïnes et uréides divers, etc. Rappelons d'abord que les ferments solubles, diastases et toxines sont, comme on l'a vu, le premier terme de la dislocation des albuminoïdes, terme peut-être voisin, peut-être analogue aux peptones et syntonines qui sont un simple dédoublement, sans altération des propriétés fondamentales, de la molécule primitive.

La première dislocation, qui se produit déjà dans l'estomac et l'intestin sous l'influence des sucs gastrique et pancréatique, fait apparaître de la tyrosine, qui s'oxyde ultérieurement, des leucines et des leucéines complexes. La formule suivante, empruntée à A. Gautier, donne le mode de formation des leucines, par pure action hydrolytique. Les lettres P. Q. R. S. indiquent les radicaux de la molécule qu'il n'est pas nécessaire de développer ici :

$$\begin{array}{l} CO-Az < \begin{array}{l} CO-C^4H^8-C^2H^4-AzH-P \\ CO-C^3H^6-CH^2-AzH-Q \end{array} \\ \quad | \\ CO-Az < \begin{array}{l} R \\ S \end{array} \end{array} \quad + 4H^2O =$$

Albumine.

$$\left.\begin{array}{l} CO-Az < \begin{array}{l} H \\ H \end{array} \\ \quad | \\ CO-Az < \begin{array}{l} R \\ S \end{array} \end{array}\right\} + \left\{\begin{array}{l} \underbrace{OH.CO-C^4H^8.CH^2-AzH^2}_{\text{Leucine.}} + P-OH \\ \underbrace{OH.CO-C^3H^6.CH^2-AzH^2}_{\text{Butalanine.}} + Q-OH \end{array}\right.$$

Dans l'économie, ces leucines se transforment, en présence de l'ammoniaque libre et de l'acide carbonique, en acide gras et urée :

$$\underset{\text{Leucine.}}{CO^2H.C^5H^{10}AzH^2} + CO^2 + AzH^3 = \underset{\text{Ac. oxycaproïque.}}{C^6H^{12}O^3} + \underset{\text{Urée.}}{COAz^2H^4}.$$

Ces acides gras sont ultérieurement oxydés et transformés en eau et acide carbonique.

La leucine subit encore d'autres transformations fermentatives. D'après Hüfner et Nencki, sous l'influence des ferments

de la putréfaction anaérobies, elle se dédouble par hydratation de la manière suivante :

$$C^6H^{13}AzO^2 + 2H^2O = C^5H^{10}O^2 + AzH^3 + CO^2 + H.$$

Leucine. Ac. valérianique.

La tyrosine peut également, dans les mêmes conditions, donner, d'après Nencki, de l'*indol*, des produits d'oxydation interne et de l'hydrogène :

$$C^9H^{11}AzO^3 = C^7H^8Az + 2CO^2 + H^2O + H.$$

Tyrosine. Indol.

La gélatine, dans les mêmes conditions, fournit également, d'après Nencki, de la leucine et de l'ammoniaque, des acides carbonique, acétique, butyrique, valérianique et du glycocolle.

D'autre part, les leucines se transforment, en perdant de l'acide carbonique, en *amines* ou bases fortes :

$$C^6H^{13}AzO^2 = C^5H^{11}AzH^2 + CO^2.$$

Leucine. Amylamine.

Il en est de même, d'après Schutzenberger, des glucoprotéines qui se dédoublent par hydratation en bases oxygénées, avec perte d'acide carbonique :

$$C^{12}H^{24}Az^2O^4 + H^2O = C^{10}H^{24}Az^2O + 2CO^2.$$

Glucoprotéine β en C^{12}. Base oxygénée.

Telle serait l'origine des *leucomaïnes* et *ptomaïnes* ou bases animales, que rien ne différencie sensiblement, que l'origine sans doute, des alcaloïdes végétaux. Du reste, un certain nombre de leucomaïnes se retrouvent chez les plantes, et il est probable que les alcaloïdes de ces dernières ont une origine semblable.

La *choline*, $C^5H^{15}AzO^2$, se rencontre dans la bile, le sang, les muscles, certaines glandes, le jaune d'œuf, et aussi dans quelques champignons vénéneux, l'ipécacuanha, le chanvre indien, les graines des légumineuses. Dans le cerveau, les nerfs, le foie, les leucocytes, elle paraît résulter de la lécithine, graisse phosphorée qui se dédouble par simple hydratation, en acides glycérophosphorique, stéarique, margarique, etc., et

choline. La *névrine* a la même origine que la choline ; elle n'en diffère que par H^2O en moins. La *muscarine*, qu'on retrouve dans la fausse oronge, est de l'oxycholine.

La *créatine*, que l'on rencontre dans les muscles, le cerveau, le sang, etc., donne, en se déshydratant, la créatinine, base faible :

$$C^4H^9Az^3O^2 = C^4H^7Az^3O + H^2O.$$

En s'hydratant au contraire, elle donne de l'urée et de la sarcosine :

$$\underset{\text{Créatine.}}{C^4H^9Az^3O^2} + H^2O = \underset{\text{Urée.}}{COAz^2H^4} + \underset{\text{Sarcosine.}}{C^3H^7AzO^2}.$$

C'est surtout sous la forme créatinique que les albuminoïdes du muscle perdent leur azote, mais la transformation en urée a lieu dans d'autres organes, comme le foie.

D'après Kossel, les bases xanthiques paraissent provenir du dédoublement des nucléines, qu'elles accompagnent d'ailleurs presque toujours. L'*adénine*, $C^5H^5Az^5$, et la *sarcine* ou *hypoxanthine*, $C^5H^4Az^4O$, se rencontrent dans tous les jeunes tissus animaux et végétaux, dans les glandes, quelquefois dans le cœur et le rein. La *xanthine*, $C^5H^4Az^4O^2$, se transforme en sarcine sous l'influence de l'hydrogène naissant ; la *diméthylxanthine* est la *théobromine* du cacao, et la *triméthylxanthine*, la *caféine* du café et du thé. Enfin la *guanine*, $C^5H^5Az^5O$, que l'on rencontre dans les muscles, les glandes, le poumon, donne, en s'oxydant, de l'urée ; c'est ainsi que la guanine et les corps analogues disparaissent de nos tissus.

Il faut encore mentionner la *protamine* de la laitance des poissons, et la *spermine* du sperme des mammifères, qui se montrent constamment associées aux nucléines. Quant aux ptomaïnes, ce sont des produits de putréfaction ; ils se forment cependant en fonctionnement anaérobie, pour être ensuite oxydés par un mécanisme sans doute analogue à celui de la guanine.

Les urées composées ou uréides (acide urique, allantoïne, etc.) sont les derniers termes qui séparent l'urée des al-

buminoïdes. La plupart, comme l'acide urique, nécessitent à la fois une hydratation et une oxydation ; nous n'avons donc pas à en parler bien longuement pour le moment. Notons cependant que l'acide urique se change en xanthine sous l'influence de l'hydrogène naissant :

$$C^5H^4Az^4O^3 + H^2 = C^5H^4Az^4O^2 + H^2O.$$

Acide urique. Xanthine.

Réciproquement, la xanthine peut, par oxydation, se transformer en acide urique dans les tissus. C'est ce qui explique que les bases xanthiques de l'alimentation (nucléo-albumine, nucléine, théobromine, caféine) élèvent la teneur de l'acide urique dans les excrétions.

Notons, comme le fait A. Gautier[1], que la formation de l'acide urique paraît liée à l'état des fonctions de la peau et du foie. Chez les oiseaux, où la peau fonctionne peu ou mal, recouverte qu'elle est par les plumes, l'acide urique est presque l'unique produit de désassimilation de l'azote des albuminoïdes. Bien mieux, si l'on vient à donner de l'urée à ces animaux, cette substance reparaît dans leurs excréments et leurs urines sous forme d'acide urique. Il faut donc qu'il y ait, chez les oiseaux au moins, un processus synthétique qui transforme l'urée en uréides. Horbaczewski a montré qu'en effet l'organisme peut réaliser cette synthèse en partant de l'urée et de l'acide lactique ou tartronique, comme l'indique cette équation :

$$2\,COAz^2H^4 + C^3H^4O^5 = C^5H^4Az^4O^3 + 4\,H^2O.$$

Urée. Ac. tartronique. Ac. urique.

D'autre part, les relations qui existent entre la production de l'acide urique et les fonctions du foie ont été établies par Schrœder et Minkowski. C'est ce qui explique que, dans les affections du foie, comme l'ictère, les congestions hépatiques, on voit l'acide urique se produire en abondance et paraître dans les tissus et les urines.

Quant aux autres uréides de l'économie, ils n'ont presque

1. *Op. cit.*, p. 152.

aucune importance. Mentionnons cependant l'*allantoïne*, qui, par simple hydratation, donne de l'urée, de l'acide oxalique et de l'acide acétique :

$$3\,C^4H^6Az^4O^3 + 7\,H^2O = 6\,COAz^2H^4 + C^2H^2O^4 + C^2H^4O^2.$$

Allantoïne. Urée. Ac. oxalique. Ac. acétique.

Il faut remarquer que chaque organisme a sa façon propre de dédoubler les albuminoïdes et d'éliminer l'azote ; les cœlenterés et les échinodermes donnent des composés xanthiques, les arachnides de la guanine, les insectes des leucines, les mollusques de l'acide urique ou de l'urée, les plantes des alcaloïdes et peut-être de l'asparagine. Mais nous aurons à revenir plus tard sur cette question intéressante. Ajoutons seulement, pour terminer ce qui a trait aux produits de désassimilation des albuminoïdes, que le micrococque de l'urine dédouble l'urée en acide carbonique et ammoniaque et que toute l'urée excrétée se trouve ainsi, chaque jour, transformée en carbonate d'ammoniaque.

3° Respiration intracellulaire.

La *respiration intracellulaire* est le dégagement, par un organisme, d'acide carbonique dans un milieu dépourvu d'oxygène libre. Comme il n'y a pas absorption d'oxygène, puisque cet oxygène manque, il faut que ce dégagement d'acide carbonique soit dû à des oxydations internes, à des dédoublements fermentatifs. Cette respiration se rattache donc étroitement aux phénomènes que nous venons d'étudier.

A. *Respiration intracellulaire chez les végétaux.* — Cette respiration est plus faible que la respiration normale, sauf peut-être pendant la germination, où des dédoublements fermentatifs très actifs s'accomplissent.

Les tableaux suivants indiquent le rapport de la respiration intracellulaire I à la respiration normale N. Le premier tableau est de Pfeffer, dont les expériences ont été faites dans une atmosphère d'hydrogène pur :

Fèves très jeunes	I/N =	0,99
Blé	—	0,49
Chanvre	—	0,34
Lupin	—	0,24
Moutarde blanche	—	0,10

Le second tableau, emprunté à L. Maquenne, exprime le résultat d'expériences faites dans le vide :

Fusain du Japon	I/N =	0,32 — 0,47
Lilas	—	0,45 — 0,62
Giroflée	—	0,31 — 0,26
Aster	—	0,31
Buis	—	0,37

Abstraction faite des très jeunes fèves, qui, étant en développement, présentent des phénomènes particuliers; toutes les autres plantes montrent que la respiration intracellulaire est moins active que la respiration normale.

Les variations des conditions extérieures et particulièrement de la température, agissent sur la respiration intracellulaire comme sur toutes les fonctions. Cette respiration devient, en effet, de plus en plus active à mesure qu'on se rapproche de + 40° C. ; au delà, elle diminue rapidement. Comme la respiration normale ne suit pas la même marche, le rapport I/N change de valeur, ainsi qu'Amm l'a montré. I/N diminue jusqu'à un certain degré variable pour chaque espèce de plante ; puis au delà, il y a augmentation. Ainsi, pour le blé, il y a diminution de I/N de 0 à + 25° ; au delà, au contraire, il y a augmentation. Pour le lupin, il y a diminution de 0 à + 35° C.; au delà, augmentation, etc.

On peut se demander si cette respiration intracellulaire est indépendante de la respiration normale et si elle est un phénomène chimique ou un phénomène physiologique. Reinke a tranché la question en étudiant simultanément les deux respirations sur des feuilles d'orge et de blé tuées par l'eau bouillante. Il a obtenu les résultats qu'indique le tableau suivant :

VÉGÉTAUX.	ACIDE CARBONIQUE DANS L'AIR.	ACIDE CARBONIQUE DANS L'HYDROGÈNE.	$\frac{I}{N}$
Blé mort....................	42mmc,7	0mmc,0	0,00
Orge morte..................	35mmc,2	2mmc,75	0,08

On peut conclure de ces chiffres que la respiration intracellulaire est un phénomène physiologique, tandis que la respiration normale, étant une simple oxydation, semble davantage se rapprocher d'un phénomène purement chimique. Des résultats précédents, on peut encore induire que la respiration intracellulaire rappelle les fermentations dans lesquelles de l'acide carbonique se dégage, sans intervention directe de l'oxygène libre, et notamment la fermentation alcoolique. Diakonow, en effet, a prouvé que le sucre existe non seulement dans les végétaux très élevés, où sa présence est incontestable, mais aussi chez les végétaux inférieurs et particulièrement les moisissures. Il a expérimenté sur le *Penicillum glaucum*, en le nourrissant avec du sucre ou avec de l'acide quinique, isomère du sucre, mais non fermentescible, et des peptones. Voici les résultats qu'il a obtenus :

PENICILLUM GLAUCUM NOURRI AVEC	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ DANS L'AIR.	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ DANS L'HYDROGÈNE.	$\frac{I}{N}$
Sucre......................	0,0088	0,0022	0,25
Acide quinique et peptones..	0,0302	0,0008	0,02

Ces différences ne tiennent évidemment qu'à la différence même du milieu nutritif et ce résultat est absolument favorable

à l'idée du dédoublement fermentatif des matières sucrées de l'organisme végétal. D'ailleurs, Müntz a trouvé de l'alcool dans les tissus des plantes qui ont vécu un certain temps dans une atmosphère inerte, tandis que l'alcool ne se rencontre jamais chez les plantes qui respirent à l'air libre. Pour démontrer l'existence de l'alcool, Müntz laisse quelques jours dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène des plantes qu'il retire encore *vivantes* — c'est là une condition indispensable, mais les plantes peuvent vivre des mois entiers dans des milieux aériens privés d'oxygène — et il les distille avec de l'eau, puis rectifie à plusieurs reprises. Si l'on ajoute alors au produit obtenu de la potasse ou de la soude et quelques gouttes d'iode, on a l'odeur et des cristaux d'iodoforme, ce qui est une réaction caractéristique et très sensible de la présence de l'alcool.

De tous ces faits, il faut conclure que la respiration intracellulaire est la manifestation des dédoublements fermentatifs qui s'accomplissent sous l'influence de l'activité chimique des cellules en milieu privé d'oxygène libre et, sans doute, à la condition nº 2. Peut-être tout l'acide carbonique dégagé ne provient-il pas du dédoublement des sucres, car nous savons qu'il apparaît dans un certain nombre d'autres fermentations anaérobies.

D'ailleurs, quelle que soit la nature des dédoublements qui produisent CO^2, le dégagement de cet acide carbonique, dans un milieu privé d'oxygène libre, prouve la réalité des fermentations cellulaires anaérobies que nous avons précédemment exposées.

B. *Respiration intracellulaire des tissus animaux.* — La respiration intracellulaire des tissus animaux est identique à celle des tissus végétaux. On l'a tout d'abord étudiée sur des tissus appartenant à des animaux qui venaient de succomber, mais dont les cellules vivaient encore, avaient survécu à la *mort générale* de l'organisme. Les premières expériences semblent dues à A. Gautier, qui y a cherché la démonstration du fonctionnement anaérobie et la formation, par simple dédouble-

ment fermentatif, des leucomaïnes ou bases animales qu'il venait de découvrir [1]. Nous avons vu, en effet, qu'en se formant, beaucoup de leucomaïnes dégagent de l'acide carbonique ; comme l'oxygène n'intervient pas dans ces expériences, faites en vase clos, on ne peut attribuer le dégagement de CO^2 qu'au dédoublement fermentatif des albuminoïdes et spécialement de leurs dérivés hydratés immédiats, leucines et glucoprotéines. Il y a donc bien respiration intracellulaire dans les tissus animaux.

Toutefois, quand l'organisme est vivant, la constatation de cette respiration intracellulaire est plus difficile à cause de l'énorme prépondérance, surtout chez les animaux supérieurs, de la respiration normale. Mais elle résulte nécessairement de l'existence, dans l'organisme animal, des leucomaïnes, du dédoublement fermentatif des albuminoïdes en acides lactique, butyrique, carbonique et ammoniaque, etc., et enfin de ce fait, invoqué par A. Gautier, que la quantité d'oxygène qu'on trouve dans la totalité de nos excrétions dépasse d'un cinquième environ la quantité d'oxygène empruntée à l'air inspiré. Les composés oxygénés sont donc dus pour un cinquième à ce que nous avons appelé des *oxydations internes*, c'est-à-dire à des oxydations produites sans intervention de l'oxygène extérieur, et en vertu d'un fonctionnement analogue à celui de la levure de bière ou du ferment butyrique.

D'ailleurs, en certains cas, la similitude entre la respiration intracellulaire des végétaux et des animaux est plus rigoureuse encore. En effet, les sucres sont transformés partiellement ou totalement, dans le muscle, en acide lactique, qu'on retrouve, du reste, dans le muscle fatigué. Mais ils peuvent être aussi changés en alcool et acide carbonique, puisqu'on retrouve toujours une trace d'alcool dans le muscle normal. Ce dédoublement fermentatif, tout à fait analogue à celui de la levure de bière, ne se produit que dans le muscle au repos. A cet état, en effet, le muscle est réducteur et fonctionne à l'abri de

1. A. Gautier et Landi, *Archives de physiologie*, janvier 1893. — Cf. aussi J. Laumonier, *Hygiène de l'alimentation*, p. 150-151.

l'oxygène, d'une manière anaérobie, tandis que lorsqu'il est contracté, il devient oxydant et brûle alors complètement le sucre. Par conséquent, pour le muscle, la respiration intracellulaire ne se produit qu'à l'état de repos (condition n° 2) et non à l'état contracté (condition n° 1), ce qu'on constate directement par l'expérience.

4° Oxydations.

Les oxydations sont des phénomènes relativement beaucoup plus simples que ceux que nous venons d'étudier ; elles se bornent, en effet, à réduire en H^2O et CO^2 les sucres et les graisses ou leurs produits de dédoublement fermentatifs, et en H^2O, CO^2 et urée pour l'homme, acide urique ou acide hippurique pour d'autres animaux, les albuminoïdes ou leurs dédoublements. Ce qui les caractérise essentiellement, c'est qu'elles s'accomplissent en présence d'oxygène extérieur, libre ou combiné au sang, par exemple sous forme d'oxyhémoglobine. Or, souvent, les oxydations totales n'ont pas lieu d'un coup et passent, comme les fermentations, par des états intermédiaires, qui ont parfois un rôle physiologique très important. D'autre part, comme le résultat de toute oxydation incomplète ou totale est de dégager de l'énergie et que cette énergie est, en tout ou en partie, d'une manière ou d'une autre, utilisée par l'organisme, il est nécessaire de rechercher comment ces oxydations se produisent.

Pour comprendre la signification de ces oxydations, considérons de la levure de bière fonctionnant, d'une part, dans un milieu pauvre en oxygène, d'autre part, dans un milieu largement aéré. Dans le premier cas, 1 000 grammes de saccharose, invertis en 1 055 grammes de glucose, donneront de l'alcool, de l'acide carbonique et d'autres produits ; il y aura, de plus, 15 grammes de levure nouvelle. Dans le second cas, une même quantité de sucre inverti donnera de l'eau et de l'acide carbonique, sans alcool notable, mais il se sera produit non plus 15, mais 250 grammes de levure nouvelle.

C'est là une différence importante, et il convient de remarquer que, dans le premier cas, nous trouvons, comme résultat de l'activité de la levure, un grand nombre de produits incomplètement brûlés : alcool, glycérine, acides acétique et succinique, etc., — puisque l'oxygène libre n'est pas intervenu dans leur formation — et, par conséquent, capables de fournir encore de l'énergie. Dans le second cas, au contraire, nous ne rencontrons que des produits inertes, fixes, comme H^2O et CO^2. Toutes choses égales d'ailleurs, cette différence dans les résultats ne peut évidemment provenir que de l'intervention de l'oxygène, et c'est cette abondante intervention qui explique le développement rapide de la levure.

Comment donc agit l'oxygène ?

La molécule de glucose, pour se transformer en système *alcool* + *acide carbonique*, doit dégager 71 calories (A. Gautier); pour aboutir au second système, $H^2O + CO^2$, elle en produit près de vingt fois plus. Il doit donc y avoir, dans le second cas, un dégagement de chaleur beaucoup plus considérable que dans le premier. En réalité, la liqueur s'échauffe, mais les faits démontrent que la chaleur apparue au cours de la fermentation est très inférieure à celle théoriquement prévue. Une certaine quantité de cette chaleur s'est, par conséquent, transformée et a cessé d'être sensible, mais elle n'est pas perdue pour cela.

La chaleur disparue a servi, en effet, au développement de la levure nouvelle. Le potentiel du système × *glucose oxygène* s'est métamorphosé en une forme d'énergie capable de réaliser, avec les matériaux du milieu nutritif, les synthèses organiques qui ont abouti à l'énorme développement de la levure. Et si, dans le premier cas, le développement a été beaucoup moindre, c'est parce que, l'oxygène manquant et les combustions totales ne pouvant se produire, l'énergie disponible s'est trouvée insuffisante pour réaliser de très nombreuses synthèses organiques.

Mais, bien que l'oxygène ne soit pas ici intervenu, quelques synthèses ont tout de même été possibles, puisqu'il s'est formé

15 grammes de levure nouvelle. Or, pour cela, la cellule de levure devait nécessairement disposer d'une certaine quantité d'énergie; dans l'espèce, cette énergie provenait de deux sources indépendantes : l'hydratation et le dédoublement du saccharose, le dédoublement du glucose en alcool et acide carbonique. Donc, pour la réalisation des synthèses organiques, ce n'est pas l'oxygène, en tant qu'oxygène, qui est nécessaire, mais seulement l'énergie que toute oxydation dégage. Il en résulte que toute source capable de fournir de l'énergie pourra être utilisée pour les synthèses organiques. C'est ce qui se produit pour les plantes à chlorophylle qui empruntent aux radiations solaires une partie de l'énergie dont elles ont besoin pour fixer le carbone. On trouve aussi chez les animaux, comme nous l'avons vu, des origines multiples (hydratations, dédoublements fermentatifs, différence de potentiel des systèmes successifs, etc.), indépendantes des oxydations, à l'énergie dont ils disposent, et si l'oxygène reste absolument nécessaire à la majorité des organismes, c'est uniquement parce qu'il dégage, en se combinant, une grande quantité de chaleur, laquelle, devenue disponible, peut être transformée et utilisée de mille manières.

Tous les phénomènes qui se passent par suite d'oxydation directe dans la levure de bière se reproduisent dans les organismes animaux. Des recherches récentes, dues notamment à Rubner, ont montré que, abstraction faite de l'albumine, aliment plastique irremplaçable, l'aliment dynamophore par excellence est le sucre et, par conséquent, l'amidon saccharifiable. Mais ce saccharose ou cet amidon ne peuvent être utilisés tels quels; il faut qu'ils soient au préalable transformés en glucose. Ce rôle modificateur est dévolu pour le saccharose à l'invertine intestinale, pour l'amidon à la ptyaline salivaire et à l'amylapsine pancréatique, ferments solubles sécrétés par un même mécanisme que l'invertine de la levure. La seule différence, déjà signalée, est que toute cellule de levure sécrète, par le contact du milieu nutritif approprié (c'est-à-dire grâce aux réactions chimiques qui ont lieu entre les substances

du milieu et les substances plastiques du plastide), de l'invertine, tandis que nos ferments solubles ne sont sécrétés que par des cellules glandulaires, spécialisées, et sous l'influence d'une excitation nerveuse. Cette différence ne tient qu'à l'extrême complexité de notre organisme, et, dans tous les cas, le phénomène reste fondamentalement le même.

Ainsi solubilisé, le sucre pénètre dans les profondeurs de nos tissus. C'est là qu'il va rencontrer l'oxygène et sera brûlé en dégageant beaucoup d'énergie. Faisons pour le moment abstraction du rôle du foie, des dédoublements fermentatifs du glucose, du glycogène ou des sucres musculaires dans le muscle au repos et de l'existence d'un *ferment oxydant*, et arrivons au fait, c'est-à-dire à l'oxydation proprement dite. Dans la levure, le protoplasma est directement en contact avec l'oxygène du milieu ambiant et le fixe sans intermédiaire. Il n'en est pas de même dans notre corps. Les cellules de nos tissus profonds ne communiquent pas avec l'oxygène extérieur, mais, en revanche, elles sont baignées par un liquide dont les éléments figurés possèdent la propriété de fixer cet oxygène extérieur et de le véhiculer dans toutes les parties de l'organisme. Ce liquide, c'est le sang, le *milieu intérieur*, comme a dit Claude Bernard. Mais, dans le cas présent, le sang signifie surtout par les éléments figurés qu'il contient, hématies ou globules rouges, lesquels renferment une matière complexe, riche en fer, l'*hémoglobine*. Pourquoi du fer? C'est que le fer est un oxydant très énergique. Comme nous l'avons vu (p. 25), le fer se rencontre dans la nature à l'état d'oxyde ferreux et d'oxyde ferrique. Le premier fixe de l'oxygène et se transforme en oxyde ferrique; ce dernier, cédant de l'oxygène aux matières organiques réduites avec lesquelles il se trouve en contact, redevient oxyde ferreux et le cycle recommence. Bunge a bien montré qu'il se passe dans l'organisme un phénomène tout à fait analogue. L'hémoglobine, jouant le rôle d'oxyde ferreux, fixe l'oxygène de l'air et se transforme en oxyhémoglobine correspondant à l'oxyde ferrique. Cette oxyhémoglobine cède son oxygène aux tissus par le mécanisme qu'a indiqué Hoppe-Seyler, redevient

hémoglobine, et ainsi de suite. Mais, de même que ce n'est pas l'oxygène, en tant qu'oxygène, qui est nécessaire, mais bien l'énergie disponible, ainsi ce n'est pas non plus le fer, en tant que fer, qui est nécessaire, mais seulement un oxydant énergique. Ce qui le prouve, c'est que le sang de certains mollusques et crustacés renferme, comme l'a montré L. Frédéricq, non du fer, mais du cuivre, parce que le cuivre est également un oxydant très puissant. Il ne faut donc voir dans ces faits que le résultat d'une longue adaptation.

Remarquons, toutefois, que si l'on veut pénétrer plus intimement dans le mécanisme de ces oxydations, on est arrêté par une difficulté. En effet, pour obtenir les produits d'oxydation que nous rencontrons dans les organismes, nous sommes obligés d'employer, dans le laboratoire, des oxydants minéraux très énergiques ou des températures très élevées. Or, dans l'organisme, ces oxydations ont lieu à la température du corps et sans que paraissent intervenir des oxydants aussi énergiques que les nôtres, même en admettant l'action généralisée du *ferment oxydant* de Jacquet, et de la *laccase* de Bertrand. Pour expliquer ces phénomènes, on a d'abord supposé que l'oxygène se trouve dans le sang à l'état d'ozone, O^3. Gorup-Besanez a, en effet, prouvé que l'ozone peut déterminer, à la température du corps, toutes les oxydations qu'on y signale, et que ces oxydations sont en outre facilitées par la présence des alcalins, si abondants dans le sang. Ce qui tendrait à vérifier cette hypothèse, c'est que l'hémoglobine présente certaines relations avec l'ozone. Elle peut enlever l'ozone d'un corps déjà ozonisé et le transporter sur d'autres substances faiblement oxydables ; elle semble, en outre, produire de l'ozone, c'est-à-dire jouir de la propriété de transformer l'oxygène ordinaire inactif en ozone, puisque les globules rouges sont capables, à eux seuls, de bleuir la teinture de gaïac (Kühne et Scholz). Cependant, comme l'a montré Schönbein, on n'a jamais pu constater l'existence de l'ozone, ni dans le sang lui-même, ni dans les gaz qu'on en extrait (Landois). D'ailleurs, chez les insectes, l'air arrive directement aux

tissus par les trachées, et l'on ne voit pas qu'il y ait là possibilité de production d'ozone.

Hoppe-Seyler a donné, comme nous l'avons vu, une bien meilleure interprétation du mécanisme des oxydations. Pour lui, l'oxygène se présente sous trois états : O, oxygène actif; O^2, oxygène indifférent; O^3, ozone, et cet ozone ne possède un pouvoir oxydant qu'en faisant retour à l'état d'oxygène indifférent O^2, avec dégagement d'un atome d'oxygène actif. Or, que se passe-t-il, en réalité, dans l'organisme? L'hydrogène à l'état naissant, qui se produit par les dédoublements fermentatifs, s'empare d'un atome de l'oxygène indifférent O^2 qu'apporte le sang. L'autre atome, devenu ainsi oxygène actif, se trouve dès lors doué d'un pouvoir oxydant énergique et accomplit les oxydations dont l'ozone est, pour les mêmes raisons, capable. Pour Traube, l'hydrogène à l'état naissant s'unirait à l'oxygène indifférent pour former de l'eau oxygénée H^2O^2, et c'est cette eau oxygénée qui déterminerait les oxydations. Les dédoublements fermentatifs peuvent donc déterminer des oxydations très énergiques si le milieu est largement aéré; dans le cas contraire, ils amènent des réductions, l'hydrogène se portant sur les matières réductibles.

Les phases de l'oxydation des corps gras sont moins connues et peut-être plus simples. On sait que ces corps gras proviennent non seulement de l'apport alimentaire, mais aussi du dédoublement des albuminoïdes et de la transformation des sucres. Quelle que soit, d'ailleurs, leur origine, tous subissent des modifications identiques. Ils sont dédoublés par certains ferments en glycérine et acides gras. Ces acides forment, avec les matières alcalines du sang, des sels ou savons solubles que l'oxygène brûle peu à peu. Le mode d'oxydation de la glycérine est plus douteux, bien qu'elle se montre très rarement dans l'organisme.

Quant aux corps aromatiques et alcaloïdiques, leur oxydation, comme celle des dérivés albuminoïdes, n'est jamais complète dans l'économie. On trouve, en effet, dans les urines du chien, de l'acide oxyquinoléine-carbonique (acide cynurénique),

et dans celle des crustacés, de l'acide pyridine-carbonique. Chez les végétaux, ces corps demeurent inaltérés ou se transforment partiellement en essences, résines, acides, etc.

La tyrosine, $C^9H^{11}AzO^3$, qu'on rencontre presque toujours dans le dédoublement par hydratation des albuminoïdes, subit des oxydations et des transformations plus profondes. Elle perd d'abord « par hydratation de l'ammoniaque qui concourt à la formation de l'urée et passe alors, d'après Baumann, à l'état d'acide para-hydrocoumarique, $C^9H^9O^2$. Celui-ci, par oxydations successives, se transforme en acide paroxyphénylacétique, $C^8H^8O^3$, puis en acide paroxybenzoïque, $C^7H^6O^3$; enfin, en perdant CO^2, en phénol, qui s'élimine par les urines à l'état de phénolsulfate de potasse, $C^6H^5O.SO^2.OK$. L'acide phénylacétique, d'autre part, en perdant les éléments de l'acide carbonique, se transforme en crésol, C^7H^8O, qui s'élimine par le rein sous forme de crésolsulfate de potasse, $C^7H^7.O.SO^3K$ [1]. » Le crésol, en s'oxydant, peut fournir le radical benzoïque qui se combine au glycocolle de la désassimilation des albuminoïdes pour donner de l'acide hippurique, $C^9H^9AzO^3$, qu'on rencontre abondamment dans l'urine des herbivores; mais cet acide hippurique peut aussi directement provenir de l'introduction de certains aliments. Enfin, le scatol, C^9H^9Az, et l'indol, C^8H^7Az, proviennent des fermentations putréfactives de l'appareil digestif; le premier résulte de l'albumine, le second plus directement de la tyrosine, d'après Nencki. Ils sont absorbés en grande partie par l'intestin, et passent dans le torrent circulatoire où ils rencontrent les matières sulfureuses provenant des albuminoïdes et forment des acides sulfoconjugués, l'*acide scatoxylsulfurique* ($C^7H^9AzSO^4$) et l'*acide indoxylsulfurique* ($C^6H^7AzSO^4$), qui s'éliminent par les urines. Ajoutons encore que l'indol, en s'oxydant, donne de l'*indican* qu'on retrouve également dans les urines.

Les albuminoïdes ne sont pas non plus complètement oxydés; ils ne sont éliminés des organismes que sous forme d'urée,

1. Gautier, *op. cit.*, p. 169.

d'acide urique ou de corps analogues, encore capables, en brûlant, de dégager de l'énergie. Toutefois, les leucines, comme les corps de la série urique, peuvent ne pas toujours uniquement aboutir à l'urée, mais donner, parallèlement à l'urée, des produits, qui, eux, sont complètement oxydés, même lorsqu'ils contiennent de l'azote. C'est ce que montrent les deux exemples suivants empruntés à A. Gautier[1] et qu'on peut considérer comme typiques de ce genre d'oxydation.

Nous savons que la molécule albuminoïde donne d'emblée par dédoublement fermentatif, d'une part des leucines, d'autre part des uréides. La leucine se transforme d'abord en urée, en se combinant à l'ammoniaque et à l'acide carbonique libre :

$$\underset{\text{Leucine.}}{C^6H^{13}AzO^2} + CO^2 + AzH^3 = \underset{\text{Ac. oxycaproïque.}}{C^6H^{11}O^2.\,OH} + \underset{\text{Urée.}}{COAz^2H^4}.$$

L'urée est éliminée telle quelle, mais l'acide oxycaproïque est ensuite, par oxydations successives, transformé en eau et acide carbonique :

1° $C^6H^{11}O^2.OH + 2\,O = \underset{\text{Ac. valérique.}}{C^5H^{10}O^2} + CO^2 + H^2O;$

2° $C^5H^{10}O^2 + 3\,O = \underset{\text{Ac. butyrique.}}{C^4H^8O^2} + CO^2 + H^2O;$

3° $C^4H^8O^2 + 3\,O = \underset{\text{Ac. propionique.}}{C^3H^6O^2} + CO^2 + H^2O;$

4° $C^3H^6O^2 + 3\,O = \underset{\text{Ac. acétique.}}{C^2H^4O^2} + CO^2 + H^2O;$

5° $C^2H^4O^2 + 4\,O = 2\,CO^2 + 2\,H^2O.$

Quant aux uréides, ils donnent également de l'urée, mais aussi de l'ammoniaque, comme l'indiquent les équations suivantes, relatives à un uréide, l'*oxaline*, découvert par Neubauer dans l'urine. L'oxaline subit d'abord une hydratation qui produit de l'urée, d'une part, de l'acide oxamique, d'autre part :

1° $\underset{\text{Oxaline.}}{C^3O^3Az^3H^5} + H^2O = \underset{\text{Urée.}}{COAz^2H^4} + \underset{\text{Ac. oxamique.}}{C^2O^3AzH^3};$

2° $C^2O^3AzH^3 + H^2O = \underset{\text{Oxalate acide d'ammoniaque.}}{C^2O^4AzH^5}.$

1. *Op. cit.*, p. 124-126.

Cet oxalate acide d'ammoniaque donne, en s'hydratant, de l'ammoniaque et des oxalates qui se déposent dans les tissus ou sont éliminés par les urines :

$$C^2O^4AzH^5 + H^2O = AzH^3 + C^2H^2O^4.OH.H.$$

H étant remplacé par un métal alcalin ou terreux, tel que K ou Na. Mais si l'oxalate d'ammoniaque est oxydé, il se forme de l'acide carbonique, de l'eau et de l'ammoniaque :

$$C^2O^4AzH^5 + O = 2CO^2 + H^2O + AzH^3.$$

Cette ammoniaque et cet acide carbonique peuvent ultérieurement entrer dans le cycle de l'oxydation des leucines, précédemment indiqué. On sait, d'ailleurs, que les leucomaïnes, et spécialement les créatiniques, fournissent également de l'ammoniaque par hydratation :

$$\underset{\text{Guanine.}}{C^5H^5Az^5O} + H^2O = \underset{\text{Xanthine.}}{C^5H^4Az^4O^2} + AzH^3.$$

Il en est de même des autres bases animales qui donnent, de plus, par oxydation, de l'urée. C'est ce qui se passe pour la guanine particulièrement. Cette guanine, découverte d'abord dans le guano, mais qui existe aussi dans les muscles, les glandes, le poumon, produit, en s'oxydant, de la guanidine, de l'acide parabanique et de l'acide carbonique :

$$\underset{\text{Guanine.}}{C^5H^5Az^5O} + H^2O + 3O = \underset{\text{Guanidine.}}{CAz^3H^5} + \underset{\text{Ac. parabanique.}}{C^3H^2Az^2O^3} + CO^2.$$

La guanidine, en s'hydratant, donne de l'urée et de l'ammoniaque.

$$CAz^3H^5 + H^2O = COAz^2H^4 + AzH^3.$$

L'acide parabanique, dans les mêmes conditions, de l'urée et de l'acide oxalique.

$$C^3H^2Az^2O^3 + 2H^2O = \underset{\text{Urée.}}{COAz^2H^4} + \underset{\text{Ac. oxalique.}}{C^2H^2O^4}.$$

Ces transformations nous montrent comment les leuco-

maïnes et les corps analogues sont dédoublés ou brûlés.

Les uréides sont éliminés tels quels ou convertis en urée. C'est ainsi que, suivant A. Gautier[1], l'acide urique est transformé, en deux phases successives, en urée et alloxane, puis en urée, acide oxalique et acide carbonique :

1° $C^5H^4Az^4O^3 + H^2O + O = COAz^2H^4 + C^4H^2Az^2O^4$;
Ac. urique. Urée. Alloxane.

2° $C^4H^2Az^2O^4 + 2H^2O + 2O = COAz^2H^4 + C^2H^2O^4 + CO^2$.
Alloxane. Urée. Ac. oxalique.

L'acide urique peut d'ailleurs se dédoubler en urée en se transformant par oxydation en un autre uréide, *l'allantoïne*, qu'on rencontre dans l'urine des animaux soumis au régime lacté et, ainsi que son nom l'indique, dans les liquides de l'allantoïde; puis, par hydratation, cette allantoïne donne de l'urée, de l'acide oxalique et de l'acide acétique, comme l'indiquent ces équations :

1° $C^5H^4Az^4O^3 + H^2O + O = C^4H^6Az^4O^3 + CO^2$;
Ac. urique. Allantoïne.

2° $3C^4H^6Az^4O^3 + 7H^2O = 6COAz^2H^4 + C^2H^2O^4 + C^2H^4O^2$.
Allantoïne. Urée. Ac. oxalique. Ac. acétique.

Les uréides perdent donc leur azote sous forme d'urée, et leur carbone et leur hydrogène sous forme d'acides qui se transforment en H^2O et CO^2 par une oxydation plus avancée.

Chez les plantes, les oxydations sont moins intenses que chez les animaux, sauf au cours de la germination, pendant laquelle les réserves nutritives sont utilisées pour la production du jeune organisme. La plus grande part de CO^2 dégagé revient à la combustion des hydrates de carbone; une autre part aux dédoublements fermentatifs. Quant aux corps gras et aromatiques et aux dérivés albuminoïdes, ils restent emmagasinés dans le végétal sous forme d'huiles essentielles, résines, baumes, gommes, cires, etc., et sans doute alcaloïdes.

1. *Op. cit.*, p. 148.

5° Réductions et synthèses.

Nous connaissons beaucoup moins bien les phénomènes de synthèse que les phénomènes d'oxydation, et notre ignorance à peu près complète des procédés qu'emploie la nature, nous permet d'imaginer que nos méthodes de laboratoire sont analogues à celles dont se sert le protoplasma. Cela n'est peut-être pas absolument certain. Qu'il y ait quelque ressemblance entre nos réactifs et certains ferments spécifiques, comme la laccase de Bertrand, le *philothion* de Rey-Pailhade, etc., cela est possible, mais de là à croire que la nature suit comme nous les voies les plus courtes — au point de vue du temps et de l'espace — il y a loin. Au contraire, les processus naturels semblent, d'après le peu que nous en savons encore, extrêmement compliqués, tortueux et successifs, parce qu'ils dépendent entièrement des variations constantes et multiples des conditions extérieures. Ces conditions, nous ne les connaissons pas toutes ; il nous est donc difficile de toujours bien interpréter leurs résultats. Aussi l'histoire des synthèses organiques est-elle relativement courte, car elle offre encore plus de lacunes que de faits certains, physiologiquement vérifiés ; de plus, tout ce qui touche aux albuminoïdes, même à leurs modifications synthétiques secondaires, comme la transformation des peptones en albuminoïdes, ou des nucléines en nucléo-albumines, est complètement ignoré. On se trouve donc réduit aux synthèses chimiques expérimentales qui, sans nous faire prendre la nature sur le fait, indiquent tout au moins la voie qu'il faut suivre dans ce genre de recherches. Et c'est pourquoi ces synthèses ont un intérêt immédiat ponr le physiologiste.

A. *Synthèse des hydrates de carbone.* — Les micrographes ont d'abord cru que l'acide carbonique donne directement naissance à de l'amidon $(C^6H^{10}O^5)^n$. En effet, quand on examine au microscope une cellule à chlorophylle en activité, on voit apparaître de l'amidon, qui disparaît ensuite si la cellule est placée dans l'obscurité. Mais il est peu admissible qu'un corps

aussi complexe que l'amidon, dont la formule de constitution n'est pas encore connue avec précision, apparaisse ainsi d'un coup.

Les micrographes, ayant aussi remarqué que l'amidon se montre dans l'intérieur du grain de chlorophylle qui se dissout peu à peu, pensaient que l'amidon n'est qu'un produit de transformation de la chlorophylle. Mais le grain de chlorophylle n'est très probablement qu'un organite protoplasmique coloré par un peu de chlorophylle, et l'amidon n'y apparaît que parce que l'énergie des radiations solaires agit là au maximum. De plus, cette théorie n'explique pas comment l'amidon arrive à se former dans les cellules où il n'y a pas de chlorophylle, comme, par exemple, dans les tubercules de la pomme de terre. Enfin, on peut ajouter que le microscope, ne laissant voir que les corps hétéromorphes et colorés et non les liquides incolores, les gaz et les corps en dissolution, est insuffisant pour résoudre ces questions.

C'est Boussingault qui, le premier, pressentit le mécanisme des synthèses végétales et fonda la *théorie* dite *de l'aldéhyde formique*. Il observa que 2 volumes de CO^2 donnent 2 volumes d'O, mais que les plantes ne décomposent pas l'oxyde de carbone (CO), lequel n'est pas toxique pour elles. Il en conclut que CO^2 est décomposé en $CO + O$ et que, d'autre part, H^2O est décomposé en $H^2 + O$, ce qui fait bien deux volumes d'oxygène. Il reste CO et H^2, qui s'unissent pour former une matière organique CH^2O. Ce corps n'était pas alors chimiquement connu, mais Boussingault remarqua néanmoins que sa formule est de même ordre que celle du glucose :

$$6(CH^2O) = C^6H^{12}O^6.$$

Comme Bæyer le fit remarquer plus tard, il y a simplement polymérisation. Mais il restait à prouver que CH^2O existe dans les plantes et qu'il peut réellement donner naissance à des sucres. Or, tout cela a été expérimentalement démontré dans ces derniers temps.

Bach, en effet, a réussi à décomposer dans l'eau CO^2 par

la seule action de la lumière solaire ; il a obtenu la réaction suivante :

$$2 CO^2 + 2 H^2 O = CH^2 O^4 + CH^2 O + O.$$

$CH^2 O^4$, que Bach appelle *acide percarbonique*, est un oxydant énergique ; quant à $CH^2 O$, c'est de l'aldéhyde formique. Cette expérience tend à prouver que la chlorophylle ne fait que faciliter des actions purement chimiques. On en peut conclure que les plantes n'étaient pas colorées à l'origine et que la chlorophylle n'a apparu que peu à peu à mesure que l'acide carbonique devenait moins abondant dans l'atmosphère. La chlorophylle ne serait donc là que pour faciliter la décomposition de CO^2. On a une preuve de cette évolution en étudiant les champignons inférieurs, végétaux dépourvus de chlorophylle. Les champignons, en effet, peuvent décomposer partiellement l'acide carbonique, mais non cependant de manière à s'en nourrir. C'est ce que montre leur respiration en apparence moins active à la lumière que dans l'obscurité, parce que, à la lumière, l'oxygène mis en liberté par la décomposition de CO^2 contrebalance l'absorption de O par la respiration. Hueppe et Winogradski ont montré, de plus, que le ferment nitreux peut vivre et se développer dans un milieu uniquement constitué par de l'eau pure, avec un peu de carbonate d'ammoniaque et de chaux. Il faut donc, puisque le microbe s'accroît et se reproduit, que CO^2 soit décomposé, même dans l'obscurité, et transformé en matières organiques.

Toutefois, on n'a jamais trouvé d'aldéhyde formique dans les plantes, car c'est un violent toxique. Mais il est possible qu'à la limite de toxicité, cet aldéhyde puisse agir favorablement. C'est, en effet, ce qu'a montré Bokorny qui s'est servi, pour cela, de combinaisons capables de fournir peu à peu et à très petites doses l'aldéhyde formique. Il a employé le méthylal qui donne les réactions suivantes :

$$C^3 H^8 O^2 + H^2 O = CH^2 O + 2 CH^4 O.$$

Ce méthylal est, d'ailleurs, une matière alimentaire pour les

algues qui en tirent de l'amidon, comme lorsqu'on les place au soleil dans un milieu riche en CO^2.

Mais CH^4O, étant l'alcool méthylique, ne possède-t-il pas une action ? Pour répondre à cette objection, Bokorny et Löw ont employé, au lieu de méthylal, de l'aldéhyde formique combiné avec le bisulfure de sodium. Dans ce cas, CH^2O s'isole et, le bisulfure étant inactif, ce n'est qu'à l'aldéhyde formique que l'on peut attribuer l'amidon que produisent alors les plantes.

D'ailleurs, on trouve toujours normalement une petite quantité d'alcool méthylique dans les plantes, comme l'a prouvé Maquenne. On y trouve aussi de l'acide formique. C'est même à cet acide, abondant dans l'ortie, qu'on attribue la brûlure cuisante que causent les poils de cette plante. S'il y a de l'acide formique, il y a donc aussi de l'aldéhyde.

Mais l'aldéhyde formique, étant toxique, se transforme sans doute immédiatement par polymérisation et donne naissance à des produits dans lesquels C, H et O se retrouvent en mêmes proportions relatives que dans CH^2O. Cette polymérisation, théoriquement admise, a été difficile à démontrer expérimentalement. Löw a obtenu, en traitant CH^2O par la chaux, un produit sirupeux qui réduit la liqueur de Fehling, mais ne fermente pas, le *formose*, et, en traitant CH^2O par la magnésie en présence du plomb, le *méthose* ou *acrose*, également sirupeux, réduisant la liqueur de Fehling et fermentescible, mais n'a pu déterminer la nature de ces produits. C'est seulement dans ces dernières années qu'Emile Fischer est parvenu à réaliser la synthèse de toutes les matières sucrées élaborées par les plantes en partant de l'aldéhyde formique.

Nous ne pouvons nous étendre ici bien longuement sur des procédés de laboratoire qui sont du domaine de la chimie pure. Contentons-nous d'indiquer les phases de cette synthèse qui peuvent intéresser la physiologie. L'aldéhyde formique, CH^2O, traité par les alcalis, donne du méthose; ce méthose est un glucose ($C^6H^{12}O^6$) qui, avec l'hydrogène naissant, donne un nouveau corps, l'*acrite*, voisin de la mannite ($C^6H^{14}O^6$), et de plus identique à un dérivé de la glycérine, l'acroléine. Or

l'acrite, inactive sur la lumière polarisée, est un mélange de mannite droite et gauche, et le méthose est le lévulose inactif, c'est-à-dire un mélange de lévulose droit et gauche. Le lévulose gauche n'existe pas dans les végétaux, car il est très facilement attaquable par les ferments et disparaît ainsi aussitôt qu'il se forme. Il ne reste donc que le lévulose droit dont on constate la seule présence. Il en est de même pour l'acide tartrique, qui ne se rencontre qu'à l'état d'acide droit.

Fischer a fait, de la même manière, la synthèse du glucose, puis de la sorbite, sucre en $C^6H^{14}O^6$; de la perséite, sucre en C^7, et enfin des sucres en C^8, C^9 et C^{10}. La formation des sucres inférieurs, comme l'érythrine ($C^4H^{10}O^4$) que l'on rencontre dans les algues, s'explique de même par la condensation de 4 molécules d'aldéhyde formique, au lieu de 6 ou de 7, etc.

Ces synthèses sont des plus intéressantes, car la cellule vivante produit en réalité des actions chimiques absolument identiques, quoique plus lentes sans doute, à celles que l'on obtient dans les laboratoires : des réductions, des hydrogénations puissantes, comme celle que donne, par exemple, le *philothion* de Rey-Pailhade, des oxydations énergiques, comme dans la respiration ; peut-être y a-t-il aussi des actions inverses de celles qu'exerce le philothion, sous l'influence de certaines diastases, et notamment de la *laccase*, découverte par Bertrand, laquelle produit des oxydations directes comme le chlore, le brome ou l'acide nitrique, et telle que la suivante :

$$\underset{\text{Hydroquinone.}}{C^6H^6O^2} + O = \underset{\text{Quinone.}}{C^6H^4O^2} + H^2O.$$

On peut donc admettre que les procédés de Fischer, pour la synthèse des sucres, se rapprochent vraisemblablement de ceux qu'emploie la cellule vivante pour l'élaboration de ses principes immédiats. En tout cas, si les détours, les réactifs et la durée de l'opération ne sont pas rigoureusement les mêmes, les phénomènes auxquels ils aboutissent sont identiques et c'est là ce qu'il importe de connaître.

On n'a pu, jusqu'à présent, faire la synthèse des saccharoses ($C^{12}H^{22}O^{11}$), sucre de canne et de betterave, maltose des graines en germination, lactose ou sucre de lait que Müntz a trouvé aussi dans diverses plantes, etc. Mais certaines considérations permettent peut-être de comprendre l'élaboration de ces sucres. Tous ces sucres, hydratés par l'eau chaude acidulée, se dédoublent en deux molécules de sucre en $C^6H^{12}O^6$, glucose, lévulose ou galactose. Or, les éthers se comportent de la même façon, et pour les reproduire ensuite, il suffit de traiter leurs principes constituants par les acides forts. *A priori* par conséquent, si l'on traite de même les glucoses, on doit reconstituer les saccharoses. Mais l'expérience n'a pas complètement vérifié cette prévision. Cependant Grimaux et Lefèvre, en traitant le glucose par l'acide chlorhydrique, ont obtenu de la dextrine, relativement rare dans les végétaux, et un corps qui ressemble au maltose, mais n'en est pas, d'après Fischer.

Il est vrai qu'il n'existe pas d'acides forts dans les plantes, mais on y rencontre une diastase, l'*invertine*, qui jouit de la propriété de dédoubler le sucre ordinaire en glucose. Si donc les acides peuvent dédoubler, puis reconstituer les sucres, il est probable que l'invertine, puisqu'elle dédouble, pourra aussi effectuer l'opération inverse, c'est-à-dire reconstituer les sucres dédoublés. C'est ainsi que, dans les betteraves, le sucre apparaît dans les racines et non dans les feuilles, au moment où arrivent les glucoses et aux dépens de ces glucoses, par l'effet d'une diastase.

La synthèse des matières amylacées est encore inconnue. Les deux principales sont l'amidon $(C^6H^{10}O^5)^n$ et la cellulose $(C^6H^{10}O^5)^m$, n étant $< m$. Il y a entre ces deux substances les mêmes relations qu'entre le glucose et le saccharose, car la cellulose, traitée par les acides, donne du glucose. Il se produit dans les plantes un phénomène identique sous l'influence probable d'une diastase, du reste inconnue. On a même cru que la *gomme de sucrerie* qui apparaît dans le jus sucré des betteraves est de la cellulose, formée aux dépens du sucre. Mais Van Tieghem a montré que cette gomme, dont la compo-

sition centésimale est analogue à celle de la cellulose, est constituée par des *nostocs*.

Il nous reste à examiner ce que l'on sait actuellement de l'élaboration des acides organiques, des éthers et des glucosides.

Les acides (oxalique, tartrique, malique, citrique, fumarique, etc.) sont quelquefois très abondants dans les plantes. Mais pour entrevoir leur mode de formation, nous sommes obligé de revenir à l'aldéhyde formique, puisque c'est la seule voie de synthèse des principes immédiats que nous ayons jusqu'ici expérimentalement réussie, et de nous rappeler les relations chimiques des acides et des alcools. Pour transformer un alcool en acide, il suffit de substituer par oxydation O à H^2. Dans ce but, on se sert d'oxydants énergiques comme l'acide nitrique. La cellule, elle, dispose de diastases dont l'action est identique, mais plus lente. L'alcool d'ailleurs ne manque pas, comme nous le savons, dans les végétaux.

C'est ainsi que l'érythrine ($C^4H^{10}O^4$), sucre des algues, ne diffère de l'acide tartrique ($C^4H^6O^6$), par exemple, que par $2H^2$ à la place de 2 O. Il suffit donc d'enlever à ce sucre 2 H^2 et de les remplacer par 2 O pour avoir l'acide tartrique. C'est ce que l'on obtient, dans les laboratoires, en chauffant l'érythrine avec de l'acide azotique. Dans la cellule, c'est une diastase oxydante, analogue à la laccase, qui remplit le même office.

Mais la cellule ne possède pas que des propriétés oxydantes; elle possède aussi des propriétés réductrices énergiques. Or, sous l'influence de ces propriétés réductrices, un atome d'oxygène est enlevé à l'acide tartrique qui devient alors $C^4H^6O^5$. Mais $C^4H^6O^5$ est la formule de l'acide malique; l'acide malique dérive donc par réduction de l'acide tartrique. D'autre part, l'acide fumarique, des racines de fumeterre, dérive par déshydratation de l'acide malique, comme le montre l'équation suivante :

$$\underset{\text{Ac. malique.}}{C^4H^6O^5} - H^2O = \underset{\text{Ac. fumarique.}}{C^4H^4O^4}.$$

De même l'acide valérianique, qu'on trouve dans les racines

de valériane, dérive d'un sucre en C^5, comme l'*arabinose* ou le *xylose* ($C^5H^{10}O^5$), par deux phases successives d'oxydation et de réduction, dont les deux formules de constitution ci-jointes rendent compte.

On peut conclure, en résumé, que les acides organiques, suivant qu'ils sont en C^2, C^3, C^4, C^5, etc., dérivent de sucre contenant un nombre correspondant d'atomes de carbone.

$$\begin{array}{c}
H - C = O \\
| \\
H - C - OH \\
| \\
H - C - OH \\
| \\
H - C - OH \\
| \\
H - C - OH \\
| \\
H
\end{array}
\qquad\qquad
\begin{array}{c}
HO - C = O \\
| \\
H - C - H \\
| \\
H - C - H \\
| \\
H - C - H \\
| \\
H - C - H \\
| \\
H
\end{array}$$

Arabinose. Ac. valérianique.

La production des alcools et des acides explique l'élaboration des éthers, qui ne sont que des combinaisons d'acides et d'alcools. Ainsi l'acide butyrique, combiné à l'alcool, produit l'éther qui donne aux fraises et aux ananas leur parfum particulier. Les *glucosides*, enfin, qui sont des combinaisons du glucose avec des principes plus ou moins complexes, et dont la constitution n'est pas encore très bien connue, ont une origine évidemment analogue à celle des divers corps que nous venons de passer en revue.

B. *Élaboration des corps gras.* — C'est encore en partant de l'aldéhyde formique qu'il est possible de concevoir l'élaboration des corps gras. En effet, par polymérisation, cet aldéhyde donne l'aldéhyde glycérique :

$$3\,CH^2O = C^3H^6O^3.$$

En hydrogénant cet aldéhyde, on a

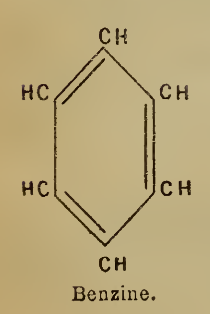
$$C^3H^6O^3 + 2\,H = C^3H^8O^3,$$

qui est la glycérine. Or, les corps gras sont des combinaisons de la glycérine avec les acides gras. Il suffit donc de connaître le mode d'élaboration des acides gras.

L'origine d'une partie de ces acides est connue; les acides butyrique, valérique, caproïque, etc., qui sont en C^4, C^5, C^6, dérivent, en effet, comme nous l'avons vu ci-dessus, des sucres

correspondants en C^4, C^5, C^6, etc. Mais il n'en est pas de même des acides gras plus élevés, en C^{16}, comme l'acide palmitique, ou C^{18}, comme l'acide stéarique. Cependant l'huile de palme contient de l'alcide palmitique, qui a pour formule $C^{16}H^{32}O^2$. Il appartient donc à la même série, en O^2, que l'acide valérianique; seulement il renferme 16 atomes de carbone. Appartenant à la même série que l'acide valérianique, il doit dériver des sucres par les mêmes processus. Malheureusement, on ne connaît pas de sucre en C^{16}. On n'a donc pu jusqu'ici réaliser la synthèse des acides gras supérieurs et leur mode de formation nous est, en conséquence, fort mal connu. On peut admettre cependant, sans invraisemblance, que ce processus est analogue à celui que nous avons signalé à propos de l'acide valérianique et qu'il n'en diffère par rien d'essentiel.

C. *Élaboration des corps de la série aromatique.* — Les corps de la série aromatique se distinguent par la structure de leur molécule qu'on considère comme hexagonale. A chacun des sommets de cet hexagone, dont la benzine C^6H^6 est le type, il reste, du fait de la quadrivalence de l'atome de carbone, une atomicité libre. On suppose alors que ces atomicités se saturent de deux en deux par *double liaison*, comme le montre la formule de la benzine. C'est cela qui distingue les corps de la série aromatique des corps de la série grasse et des sucres.



Benzine.

Il est cependant possible de passer des corps de la série grasse à ceux de la série aromatique. Les formules de constitution suivantes montrent comment on passe des cymènes, qui existent dans toutes les essences, aux terpènes; des terpènes au camphre et du camphre à l'inosite, qui, bien qu'appartenant encore à la série aromatique, est un sucre, non fermentescible, dont les doubles liaisons ont disparu, s'éloignant ainsi de la structure fondamentale des corps de la série aromatique.

C'est ainsi que Bæyer a transformé l'acide succinique $C^4H^6O^4$

en un corps à structure hexagonale, $C^8H^8O^6$, puis en pinite, $C^7H^{13}O^4$, qui se rapproche de l'inosite et des sucres. D'autre part, comme l'a montré Maquenne, la perséite ($C^7H^{16}O^7$), sucre qui se rapproche de la mannite et appartient à la série grasse, se transforme par réduction et hydrogénation en un hydrocarbure à structure hexagonale C^7H^{12} qui appartient à la série aromatique et non plus à la série grasse. Ce corps, d'ailleurs, donne, avec l'acide sulfurique et l'alcool, un corps identique à l'*huile de résine*, dérivé, par conséquent, à la fois, et de la colophane et de la perséite ; il présente, en outre, de grandes analogies avec les essences et les terpènes $C^{10}H^{16}$, et, par réduction, donne un corps en C^7H^{14}, qui est un des composants du pétrole du Caucase, lequel appartient bien à la série aromatique.

Cymène.

Terpène.

Camphre.

Inosite.

On entrevoit ainsi de quelle manière apparaissent les corps de la série aromatique aux dépens des sucres et des polymères de l'aldéhyde formique. Mais il faut reconnaître que ce ne sont là que des indications très générales, nous permettant seulement d'apprécier combien sont énergiques les actions oxydantes ou réductrices qui s'accomplissent dans le protoplasma vivant.

D. *Élaboration des matières azotées.* — La synthèse des matières azotées et spécialement des albuminoïdes est encore beaucoup plus obscure et mal connue, en raison de leur extrême complexité, de leur instabilité conséquente, et de la dimension considérable de leur édifice moléculaire. On peut, cependant, entrevoir, au moins d'une façon grossière, quelles voies principales elle suit.

Les végétaux seuls sont capables d'accomplir cette synthèse, à laquelle le protoplasma animal est impuissant. Cependant, R. Rudzki a pu maintenir des lapins au même poids pendant un certain temps en leur donnant une nourriture absolument privée d'albuminoïde, mais contenant de l'acide urique. On ne peut guère douter, dans ce cas, qu'il ne se soit formé des albuminoïdes par synthèse. Il en est presque de même dans les réactions assimilatrices qui aboutissent à la formation de l'hémoglobine chez les herbivores, des albumines et des nucléo-albumines aux dépens des peptones alimentaires. Mais ces synthèses sont toujours moins étendues, plus simples que chez les végétaux. Nous avons vu à quels matériaux, H^2O et CO^2 surtout, les plantes empruntent le carbone, l'hydrogène et l'oxygène qui servent à l'élaboration des principes immédiats que nous venons de passer en revue. Quant à l'azote, il vient de l'ammoniaque et des nitrates du sol, et aussi de l'atmosphère. D'ailleurs toutes les plantes renferment un peu d'ammoniaque et d'acide azotique. Les amarantes contiennent même une proportion très élevée de ce dernier corps sous forme de salpêtre.

Mais l'acide nitrique présente beaucoup d'oxygène, tandis que les matières azotées végétales en renferment peu, ou même pas du tout, comme certains alcaloïdes. Ces matières se rapprochent donc davantage de la constitution de l'ammoniaque. On est, par conséquent, conduit à admettre que les cellules végétales réduisent l'acide nitrique et le transforment en ammoniaque. Cette transformation s'accomplit, en effet, même quand l'azote provient, non des nitrates, mais de l'atmosphère, comme l'a montré Winogradski pour les ferments du sol. Ces fer-

ments, agissant sur le glucose, donnent, en effet, la réaction suivante :

$$C^6H^{12}O^6 = C^4H^8O^2 + 2CO^2 + 4H.$$

Glucose. Ac. butyrique.

On a alors, sous l'influence des tensions électriques faibles qui se produisent dans le protoplasma en vertu de l'électrotonus capillaire, $Az + 3H = AzH^3$, ainsi qu'il a été, du reste, expérimentalement démontré.

Il en résulte que c'est par la combinaison de $AzH^3 + CH^2O$ et de ses polymères que naissent les matières azotées et les albuminoïdes. Le processus de cette élaboration nous échappe presque complètement ; néanmoins, comme nous l'avons dit, il est possible d'en deviner les lignes essentielles.

D'après la théorie de Danilewsky, précédemment exposée, la matière fondamentale du protoplasma vivant renferme six groupements chimiques : un groupe appartenant à la série grasse, un groupe ayant la constitution des hydrates de carbone, un groupe à noyau aromatique, un alcaloïde de la série pyridique ou quinoléique, un ferment soluble ou diastase, enfin un groupe riche en azote, de formule CAzH, ainsi que le pense A. Gautier. Nous avons vu l'origine des corps gras, des hydrates de carbone et des corps de la série aromatique. Nous avons établi d'autre part, en étudiant les dédoublements fermentatifs et les oxydations, que les alcaloïdes, les diastases, les amides et les amines et enfin les corps en CAzH, l'*adénine*, par exemple, apparaissent en général comme résultat de la dislocation plus ou moins avancée de la molécule albuminoïde, ce qui prouve que ces groupements entrent bien dans la constitution de cette molécule. Ils sont donc antérieurs à elle, et c'est l'origine de ces groupements qu'il faut tout d'abord examiner, car peut-être nous permettront-ils de mieux comprendre le processus général de synthèse des albuminoïdes.

Les *ammoniaques composées* (amines et amides) sont très nombreuses et se rencontrent surtout dans les jeunes pousses, les graines en germination. Nous ne pouvons ici les passer toutes en revue; un certain nombre d'ailleurs sont des pro-

duits de destruction ; quant aux autres, il suffit d'indiquer le mode général de leur élaboration. Examinons seulement l'une des plus importantes, l'*asparagine*, qui est très abondante dans les plantes étiolées, les pousses d'asperge, les graines de légumineuses, etc. Nous allons voir comment on peut la rattacher à des corps ternaires, auxquels l'ammoniaque vient simplement se combiner.

L'asparagine, $C^4H^3O^2.OH.Az^2H^4$, dérive de l'acide aspartique, $C^4H^3O^2(OH)^2AzH^2$. Or, l'acide aspartique se rapproche beaucoup de l'acide malique. C'est ce que montrent les formules suivantes :

O = C — OH	O = C — OH	O = C — OH
H — C — OH	H — C — AzH^2	H — C — AzH^2
H — C — H	H — C — H	H — C — H
O = C OH	O = C — OH	O = C — AzH^2
Acide malique.	Acide aspartique.	Asparagine.

Mais l'acide malique se rattache, comme nous l'avons vu, à l'acide tartrique et à l'érythrine, et, par conséquent, aux sucres. D'autre part, AzH^2 provient bien de AzH^3. Il suffit, en effet, d'ajouter de l'ammoniaque à l'acide malique pour obtenir la substitution de AzH^2 à OH dans l'acide aspartique. Chez les plantes, cette réaction peut aisément s'accomplir, puisqu'il y existe de l'acide malique et de l'ammoniaque.

On peut, par les mêmes processus, passer aisément de l'acide aspartique à l'asparagine, et expliquer de la même façon l'origine de tous les corps qui appartiennent à ce groupe. C'est ainsi que l'acide glutamique, $C^5H^5O^2.(OH)^2.AzH^2$, dérive également d'un acide organique, mais en C^5 au lieu d'être en C^4, etc. D'une manière générale, d'après L. Frédéricq, AzH^3 ou AzO^3H, s'unit aux acides organiques pour former des acides amidés. Ainsi l'acide malique forme l'asparagine, qui elle-même se combine ultérieurement aux sulfates et à des substances non azotées (sucre, par exemple) pour former la molécule compliquée des albuminoïdes.

Les alcaloïdes sont des matières cristallisables qui se comportent comme des bases et s'unissent aux acides. Les uns contiennent de l'oxygène, les autres n'en contiennent pas. Leur synthèse n'a pas été réalisée, car leur structure moléculaire est encore peu connue. Néanmoins, on admet qu'ils dérivent de deux matières azotées, la pyridine et la quinoléine, qui se rapprochent, par leur constitution, des corps de la série aromatique. Ladenburg a bien réalisé la synthèse de la pipéridine en chauffant la pentaméthylénediamine, qui appartient à la série grasse, avec de l'acide chlorhydrique. Mais ce procédé opératoire ne nous donne pas d'indications bien précises sur l'élaboration des alcaloïdes par le protoplasma vivant.

Nous en dirons autant des ferments solubles et des diastases dont la constitution et la structure moléculaires sont encore plus mal connues. Il est, par suite, à peu près impossible d'en pressentir le mode d'élaboration. Peut-être faut-il admettre que la production de ces diastases est reliée, comme celle de l'urée ou de l'acide urique, à une dislocation de la molécule albuminoïde et à un nouvel agencement des groupements chimiques divers qui la constituent.

Quant au groupe CAzH, sa genèse semble un peu moins obscure. En effet, sous l'action de faibles courants électriques, l'acétylène, C^2H^2, fixe l'azote et donne de l'acide cyanhydrique, CAzH.

$$C^2H^2 + 2\,Az = 2\,CAzH.$$

Or, nous savons que des tensions électriques existent toujours chez les végétaux, et qu'on peut également y rencontrer de l'azote libre. Nous avons vu, du reste, que l'existence de ce groupement a été expérimentalement démontrée par la découverte de l'adénine, $C^5Az^5H^5$, qui est un polymère de l'acide cyanhydrique.

En ce qui concerne l'élaboration des albuminoïdes, nous avons rappelé les tentatives de synthèse de Schutzenberger et de Grimaux. Ces tentatives malheureusement ne nous apprennent pas grand'chose des processus d'élaboration de la matière

vivante, car leur résultat ne nous met en présence que d'une matière inerte, inapte à présenter les réactions multiples qui sont la caractéristique des albumines vivantes. On en est donc réduit aux hypothèses; nous verrons ce qu'il est possible d'en dire en traitant des phénomènes intimes de l'*assimilation* et du rôle qu'il faut peut-être attribuer, dans ces réactions, à l'acide phosphorique et aux déshydratants énergiques. Bæyer et Nencki considèrent ces déshydratations comme un processus vital des plus importants, et O. Nasse[1] croit que les synthèses et la formation des *anhydrides* se font sous l'influence de ferments à la fois réducteurs et déshydratants.

1. *Ueber die Synthesen im thierischen organismus* (*Biol. Centralbl.*, t. IV, 1885).

LIVRE II

CONDITIONS CHIMIQUES EXTERNES DE LA VIE.

CHAPITRE IV.

LE MILIEU RESPIRATOIRE.

Les réactions chimiques que manifestent les substances plastiques ne résultent pas d'une activité interne spontanée, comme l'imaginaient les animistes et leurs descendants plus modernes, les vitalistes. La matière vivante, inerte par elle-même, se comporte comme toutes les autres combinaisons chimiques, et ses multiples réactions ne sont jamais provoquées que par des actions extérieures, des *excitations*, c'est-à-dire les variations des tensions externes par rapport aux résistances intérieures.

Il nous faut rechercher maintenant de quelle nature sont ces variations et comment elles agissent sur la matière vivante. Au point de vue chimique, ces variations dépendent du milieu, lequel peut affecter trois formes : le *milieu respiratoire* ou aérien, le *milieu liquide* intermédiaire aux deux autres, leur servant de véhicule, et le *milieu nutritif* proprement dit.

1° Le milieu aérien.

La masse gazeuse qui enveloppe la planète résulte d'un mélange où l'oxygène et l'azote se trouvent, d'après Leduc, dans les proportions suivantes :

Oxygène........................	23,23	pour 100.
Azote..........................	76,77	—

L'air peut aussi contenir une quantité variable de vapeur d'eau et de 2 à 4 dix-millièmes en moyenne d'acide carbonique, des traces d'acide nitreux ou d'acide nitrique et d'ammoniaque, etc.

L'air est faiblement soluble dans l'eau, qui n'en dissout que 24 centimètres cubes par litre à la température ordinaire. Mais cet air dissous n'a pas la même composition que l'air atmosphérique ; il contient, en effet, 33 pour 100 d'oxygène et 67 pour 100 d'azote, quantités qui répondent respectivement à la solubilité particulière des deux gaz dans l'eau, et prouvent en même temps que l'air est bien un mélange et non une combinaison. Graham a constaté les mêmes différences de composition dans l'air auquel on fait traverser un vase poreux, et ces différences se retrouvent également dans l'osmose gazeuse qui peut s'effectuer à travers certaines membranes cellulaires. La composition de l'air n'est pas partout absolument la même ; elle varie néanmoins dans des limites très étroites.

Tous les participants de l'air ont un rôle physiologique, mais non le même. L'acide carbonique, l'acide azotique, l'azote ont un rôle nutritif sur lequel nous reviendrons longuement en parlant du *milieu nutritif;* l'oxygène tient un emploi très différent, et bien que les conditions qu'il crée ainsi soient dans un étroit rapport avec la nutrition, elles en sont cependant distinctes.

Nous avons montré précédemment (chap. III, p. 92) quels phénomènes l'oxygène détermine dans les êtres vivants, phénomènes qui sont tous essentiellement caractérisés, non seulement par une destruction partielle ou totale de la molécule vivante, mais surtout par le dégagement d'énergie qui résulte de ces oxydations.

Ce n'est donc pas en tant qu'oxygène, que l'oxygène est nécessaire, c'est comme producteur de l'énergie que ses combinaisons rendent disponible. Cette interprétation du rôle de l'oxygène permet de comprendre l'ampleur du fonctionnement anaérobie dans certaines conditions, la constitution de la fonction chlorophyllienne, les phénomènes thermiques dont sont le siège les êtres qui dépensent beaucoup d'énergie. Mais pré-

cisément parce qu'il est un producteur d'énergie, l'oxygène est devenu indispensable à la grande majorité des êtres vivants, car l'énergie leur est constamment nécessaire pour l'élaboration des synthèses organiques qui permettent à la matière vivante de grandir et de se perpétuer, c'est-à-dire de manifester ses propriétés. C'est pourquoi les organismes qui sont capables d'utiliser les différences de potentiel des systèmes chimiques ou les énergies disponibles de la nature peuvent relativement se passer d'oxygène, même à la condition nº 1. C'est pourquoi aussi les êtres ont d'autant plus besoin d'oxygène, qu'ils sont moins capables de cette utilisation, ou qu'ils ont une vie plus active, qu'ils dépensent plus d'énergie, soit en synthèse organique, soit en travail mécanique.

Étant indispensable comme producteur d'énergie, l'oxygène a un rôle essentiellement destructeur, car il ne peut dégager d'énergie qu'en fixant des molécules, c'est-à-dire en transformant les combinaisons instables en combinaisons stables. Il en résulte que son intervention semble, de toutes celles que nous aurons à examiner, la plus urgente, et surtout pour les animaux supérieurs. Ces derniers, en effet, meurent plus vite d'asphyxie que de manque d'eau ou d'aliment, de chaleur ou de radiations lumineuses, et uniquement parce que la privation d'oxygène entrave toutes les réactions. Au contraire, les êtres qui consomment peu d'oxygène ou empruntent aux dédoublements ou aux radiations solaires l'énergie dont ils ont besoin, résistent beaucoup plus longtemps à l'asphyxie, parce que leurs réactions sont moins intenses.

Pour réaliser ces oxydations et le dégagement d'énergie qui en est la conséquence, il faut que l'oxygène soit absorbé et vienne au contact des matériaux qu'il doit comburer. C'est là ce qui constitue essentiellement la *fonction respiratoire*. L'élimination de l'acide carbonique est un phénomène secondaire et indépendant, qui se rattache aux *fonctions éliminatrices*, attendu qu'une petite quantité de cet acide carbonique provient, non des oxydations produites par l'oxygène inspiré du milieu aérien, mais résulte de dédoublements fermentatifs, les-

quels ne semblent point proportionnels à l'intensité de la fonction respiratoire. Il n'y a donc pas parallélisme entre l'admission de l'oxygène et l'émission de l'acide carbonique, car, d'ailleurs, pendant le séjour des êtres dans une atmosphère confinée, on observe une diminution de volume de cette atmosphère correspondant à une absorption d'oxygène plus grande que le volume d'acide carbonique dégagé dans le même temps. Néanmoins, on est convenu d'étudier simultanément ces deux phénomènes inverses et indépendants, parce qu'ils suivent la même voie morphologique.

La respiration normale consiste donc simplement en une absorption d'oxygène et une émission d'acide carbonique; mais elle ne semble pas toujours aussi simple. C'est ainsi que, chez les animaux, on signale, dans les produits de l'expiration, de petites quantités d'hydrogène, qui provient des dédoublements fermentatifs accomplis en milieu réducteur.

Chez les plantes, différents auteurs, Humboldt, de Candolle, Grischow, ont aussi signalé une émission d'hydrogène; d'autres, de Saussure, Regnault et Reiset, Dehérain et Landrin, une émission relativement plus abondante d'azote. Müntz a montré que le dégagement de l'hydrogène résulte, comme chez les animaux, du fonctionnement anaérobie. C'est ainsi que les champignons dégagent de l'hydrogène par le dédoublement de la mannite :

$$\underset{\text{Mannite.}}{C^6H^{14}O^6} = \underset{\text{Glucose.}}{C^6H^{12}O^6} + 2\,H.$$

D'autre part, Boussingault a prouvé que le volume d'azote qui entoure une plante reste, au point de vue respiratoire, constant. Les recherches de Leclère et celles, plus récentes, de Bonnier et Mangin[1] ont confirmé cette conclusion.

Mais la fonction respiratoire ne s'accomplit pas toujours de la même façon, bien qu'elle consiste essentiellement en une

1. *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (*Annales des sciences naturelles*, *botanique*, sixième série, t. XVIII, p. 293).

absorption d'oxygène, chez les végétaux et chez les animaux. La différence tient surtout à l'apparition, chez ces derniers, d'un milieu intérieur, capable de fixer et de véhiculer l'oxygène jusqu'aux cellules profondes. Nous allons donc examiner successivement la respiration végétale et la respiration animale.

2° Respiration végétale.

La quantité d'acide carbonique rejeté et d'oxygène absorbé varie avec la plante, dans d'assez larges limites. Ainsi Mayer a montré que, dans le même temps et pour une même quantité de feuilles, le seigle absorbe 17 d'oxygène; le bégonia, 4; le tradescancia, 3, et l'aspidistra 1 seulement. Ces résultats prouvent que l'activité respiratoire des végétaux est spécifiquement variable, comme l'est celle des animaux, et en relation avec l'intensité de l'assimilation et spécialement de la fonction chlorophyllienne. Ainsi les plantes de grande culture, comme les céréales, ont une respiration très active et ont besoin de beaucoup de lumière ; en revanche, les plantes aquatiques ont une activité respiratoire notablement plus faible.

La fonction respiratoire est répandue dans toutes les parties des plantes, non seulement dans les feuilles, mais aussi dans les racines, les tiges, les bourgeons, surtout les fleurs. Les fruits eux-mêmes respirent avec une intensité variable; les racines n'absorbent pas évidemment l'oxygène aussi énergiquement que la partie aérienne de la plante; ce sont principalement les fleurs, les pétales qui respirent avec une activité qui dépasse sensiblement celle des feuilles, lesquelles exercent surtout la fonction chlorophyllienne. Le tableau suivant indique, d'après Moissan, le volume de CO^2 dégagé en dix heures par 100 grammes de pétales de diverses fleurs à des températures variables.

100 GRAMMES DE PÉTALES DE	TEMPÉRATURE.	CO^2 DÉGAGÉ EN DIX HEURES.
Tulipe..................	+ 13° C.	74cc,1
Iris	14°	72 ,4
Lis.....................	21°	109 ,6
Rose trémière	29°	237 ,5

L'activité respiratoire des fleurs explique pourquoi ces organes ont assez souvent une température un peu plus élevée que celle de l'air ambiant. C'est ainsi que les *Arums* notamment présentent une chaleur sensible, ce qui, à ce point de vue, les rend tout à fait comparables aux animaux.

A la lumière, les parties des plantes qui contiennent de la chlorophylle masquent, par leur action plus intense, la respiration normale. Cette respiration normale ne s'en produit pas moins, même en plein soleil, comme Ganeau l'a définitivement prouvé (1850-1851), et c'est pourquoi la distinction établie par les anciens botanistes entre la respiration diurne et la respiration nocturne des végétaux a été justement abandonnée.

Quelles sont les conditions extérieures qui modifient la respiration normale des végétaux?

La quantité d'oxygène contenue dans le milieu ambiant n'a aucune action, sauf, cependant, pendant la germination, comme l'a montré Godlewski.

La température, au contraire, a une influence considérable, absolument comme dans la respiration intracellulaire, que nous avons précédemment étudiée (chap. III, p. 87). L'activité respiratoire croît avec la température ; à peu près nulle à 0 degré, elle augmente ensuite régulièrement jusqu'à + 40 degrés centigrades environ, comme le montre le diagramme ci-contre (fig. 2); au delà elle diminue assez rapidement, parce que les plantes sont tuées ; il n'y a donc pas d'optimum, mais le degré du maximum varie avec les espèces. Detmer a trouvé que ce maximum d'activité respiratoire est à :

+ 35° C. pour les jeunes pousses de vesce et les jeunes aiguilles de sapin ;

+ 40° C. pour le blé, le lupin, les fleurs de lilas ;

+ 45° C. pour les tubercules de pommes de terre.

L'influence des radiations solaires est moins évidente et n'a été étudiée que dans ces derniers temps, car chez les végétaux à chlorophylle, la fonction chlorophyllienne est si importante qu'elle a fait laisser de côté l'action de la lumière sur la respiration des cellules.

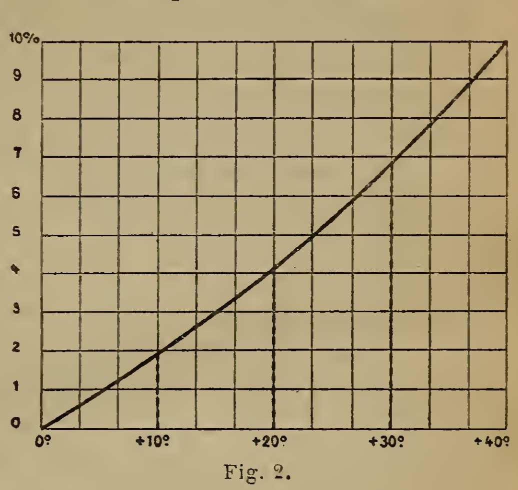


Fig. 2.

D'une manière générale, comme l'ont montré Bonnier et Mangin, pour tous les tissus végétaux, exposés alternativement à la lumière diffuse et à l'obscurité — les autres conditions restant les mêmes — la lumière ralentit plus ou moins l'intensité de la respiration, et aussi bien l'absorption de l'oxygène que l'émission d'acide carbonique. Mais cette action retardatrice de la lumière est variable suivant les différents tissus ; elle est très faible pour les graines au début de leur germination et pour les plantes étiolées, plus grande pour les rhizomes, les plantes parasites et surtout les champignons, où parfois elle peut atteindre une valeur égale au tiers des gaz absorbés ou émis.

Les radiations isolées agissent également. Il résulte, en effet, des expériences de Bonnier, que les rayons les plus réfrangibles (verts et bleus) produisent un dégagement d'acide carbonique plus grand que les rayons jaunes et rouges, moins réfrangibles [1].

1. G. Bonnier, *la Respiration des tissus vivants* (*Revue scientifique*, 1884, deuxième semestre, p. 583-584).

Nous avons dit précédemment que le dégagement de CO^2 et l'absorption d'O sont des phénomènes indépendants. Pour le prouver, il faut chercher le rapport CO^2/O de ces deux phénomènes.

On croyait autrefois que, pour un même organe, à un même état de développement, la valeur du rapport CO^2/O est indépendante de la température, de l'éclairement, de la pression de l'oxygène et de la pression totale, et, d'une manière générale, de toutes les conditions phys ques réalisées par le milieu extérieur. Mais les expériences rigoureuses, grâce à la *méthode de compensation*, de Dehérain et Maquenne, ne semblent pas confirmer les résultats obtenus par Bonnier et Mangin, qui ont opéré sans tenir compte de l'acide carbonique dissous dans les sucs des plantes ou resté engagé dans les interstices cellulaires. Dehérain et Maquenne ont noté que CO^2/O change avec la saison, et, naturellement, avec les espèces; il peut être égal, supérieur ou inférieur à l'unité. En revanche, la valeur de CO^2/O est indépendante de la quantité de CO^2 et de la quantité de O qui se trouvent dans le milieu ambiant, comme l'a constaté Bœhme, mais change, au contraire, avec la température, comme l'indique le tableau ci-contre (p. 125), dressé d'après les recherches de Dehérain et Maquenne.

Ce tableau montre, de plus, que le rapport CO^2/O n'est pas toujours inférieur à l'unité, comme on le croyait autrefois. Godlewski a prouvé que, dans les graines oléagineuses en germination, par exemple, les phénomènes respiratoires donnent un rapport CO^2/O sensiblement supérieur à l'unité. Ce rapport est, en effet, de 1,52 pour la graine de pavot et de 1,28 pour la graine de ricin. Ces indications sont corroborées par les recherches de Schlœsing, qui a montré que l'analyse d'une plante donne toujours plus d'hydrogène qu'il n'en faudrait pour former de l'eau avec l'oxygène existant. L'analyse de feuilles de tabac lui a, en effet, donné 5,82 pour 100 d'hydrogène et 36,85 d'oxygène. L'hydrogène ne pouvant être fixé à l'état libre par la plante, il y a départ d'une certaine quantité d'oxygène, et sous la forme CO^2, puisque l'oxygène libre ne peut être éliminé de la

plante autrement que sous l'influence de la fonction chlorophyllienne.

FUSAIN DU JAPON.		PIN SYLVESTRE.		PIN D'AUTRICHE.	
+ 35° C.	0°.	+ 35° C.	0°.	+ 35° C.	0°.
1,24	1,06	1,04	0,89	1,06	0,84
1,20	1,10	1,04	0,93	1,07	0,80
1,22	1,01	,06	0,93	1,07	0,90
1,19	1,14	»	»	1,05	0,97
1,19	1,08	»	»	1,05	»
1,20	1,10		»	»	»
1,18	1,02	»	»	»	»
		Moyennes.			
1,20	1,07	1,05	0,92	1,06	0,88

Enfin, les expériences faites par Berthelot et André sur du blé mort à haute température (+ 110° C.), et par Reinke sur des feuilles mortes ou anesthésiées par la vapeur d'éther ou de chloroforme, achèvent de caractériser la respiration végétale et d'en préciser la signification. Ces expériences montrent, en effet, que la respiration persiste dans les deux cas, mais qu'elle est moins active pour les feuilles mortes ou anesthésiées, aux basses températures. Les chiffres du tableau suivant sont empruntés à Reinke, qui a expérimenté sur des feuilles de blé.

TEMPÉRATURES.	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ.	
	FEUILLES VIVANTES.	FEUILLES MORTES OU ANESTHÉSIÉES.
De + 10 à 11° C.........	$42^{mgr},35$	$6^{mgr},27$
De + 20 à 25° C.........	91 ,05	48 ,85
De + 33 à 36° C.........	174 ,00	179 ,00

Il résulte de ces chiffres que la respiration végétale n'est pas exclusivement un phénomène physiologique, puisque la mort ne l'arrête pas, mais représente surtout une combustion chimique.

Reinke et Traube ont attribué jadis à de l'eau oxygénée ces combustions relativement peu actives chez les végétaux. On est, aujourd'hui, porté à en chercher la cause dans l'existence des diastases oxydantes et du *philothion* de Rey-Pailhade. Mais les diastases oxydantes, analogues à la *laccase*, ne semblent pas se rencontrer dans tous les végétaux; le *philothion* a, nous le verrons, une signification physiologique différente de celle que lui accorde Rey-Pailhade, tandis que, dans tous les végétaux, certaines actions réductrices mettent de l'hydrogène en liberté. C'est cet hydrogène qui, en dédoublant la molécule indifférente d'oxygène libre, O^2, rend l'oxygène actif et lui permet d'accomplir des oxydations qui deviennent de plus en plus intenses à mesure que la température s'élève.

Certains faits confirment cette conclusion. En effet, si l'on supprime la source d'énergie que les plantes utilisent, l'hydrogène mis en liberté par les dédoublements fermentatifs ne peut plus se produire et la respiration est ralentie ou arrêtée. C'est ce qu'a constaté Borodin. Au bout de douze heures, l'activité respiratoire est réduite à la moitié; au bout de vingt-quatre heures, au tiers, etc. Toutefois, malgré ce ralentissement, le rapport CO^2/O n'est pas atteint, et il suffit, pour rendre à la plante toute son activité respiratoire, de la replacer au soleil. Aussi Borodin en a-t-il conclu que la matière qui brûle, quand les plantes respirent, se forme sous l'influence de la lumière solaire. Mais les expériences de Maquenne, faites dans l'obscurité, prouvent que la quantité de CO^2 émis et de O absorbé augmente quand les feuilles ont été placées au préalable quelque temps dans le vide. Or, il n'y a que le fonctionnement anaérobie qui puisse se produire dans le vide; et, dès lors, la quantité plus grande d'hydrogène mise en liberté explique l'accroissement conséquent des oxydations.

Pendant toute la durée du développement, l'intensité respi-

ratoire est en rapport direct avec l'intensité des phénomènes biologiques dont la plante est le siège. Elle présente des valeurs maxima pour toutes les périodes pendant lesquelles la plante forme des substances de réserve ou les consomme, en particulier pendant la période de maturation des fruits ou des graines et pendant la période de germination. Dans ces deux cas, en effet, la plante présente des réactions chimiques dont l'intensité explique l'activité que prend alors la fonction respiratoire.

Le rapport de CO^2/O dans la germination a été surtout étudié par Godlewski. Ses recherches ont abouti aux conclusions suivantes. Pour les graines amylacées, comme le blé et les céréales, les pois, etc., ce rapport est sensiblement égal à l'unité pendant toute la durée de l'évolution de la graine. Pour les graines oléagineuses, colza, ricin, etc., le rapport CO^2/O varie. Au début, pendant les deux ou trois premiers jours de la germination, il est encore égal à l'unité ; mais, à partir du quatrième jour, ce rapport diminue et reste, pendant une quinzaine environ, à 0,6. Il remonte ensuite au voisinage de l'unité et s'y maintient jusqu'à la fin de la germination.

Ces variations sont faciles à interpréter, si l'on tient compte de la composition chimique de l'amidon (transformé en glucose) d'une part, et des corps gras, de l'autre, qui produisent CO^2 par combustion du carbone. En effet, la combustion totale du glucose est exprimée, nous le savons, par l'équation suivante :

$$C^6H^{12}O^6 + 12\,O = 6\,CO^2 + 6\,H^2O.$$

Or, $12\,O = 6\,CO^2$. Par conséquent, le rapport CO^2/O égale bien 1. Quant aux graisses, elles se dédoublent en glycérine et acide oléique, et c'est cet acide oléique qui est brûlé. On a alors :

$$\underset{\text{Ac. oléique.}}{C^{18}H^{34}O^2} + 51\,O = 18\,CO^2 + 17\,H^2O.$$

Or, $51\,O$ ne correspondent pas exactement à $18\,CO^2$. Le rapport CO^2/O est donc exprimé par la fraction $36/51 = 0,7$, chiffre sensiblement voisin de celui expérimentalement trouvé par

Godlewski. Des phénomènes absolument identiques s'accomplissent dans les tubercules, les bulbes, les oignons, comme l'a montré de Saint-André, et dan les bourgeons (marronnier), comme l'a constaté Moissan.

Les oxydations ou combustions respiratoires qui se produisent dans la graine qui germe amènent une perte de poids, une élévation parfois très sensible de température et, enfin, un changement dans sa composition chimique. Quelques mots seulement de ce changement chimique qui va nous permettre de prendre sur le vif les phénomènes signalés dans le chapitre précédent.

Le tableau suivant donne, à cet égard, le résultat d'expériences de Boussingault, expériences qui ont porté sur la germination de graines de maïs à l'obscurité et qui indiquent les modifications subies par les divers principes immédiats de cette graine.

	POIDS TOTAL.	AMIDON.	GLUCOSE.	CORPS GRAS.	CELLULOSE.	MATIÈRES AZOTÉES.	CENDRES.
Graines.	8gr,526	6,386	0,000	0,463	0.516	0,80	0,156
Plants	4 ,419	0,777	0,953	0,150	1,310	0,80	0,156
Différence	4 ,107	5,609	+0,953	0,313	0,860	0,00	0,000

Comme il est facile de le voir par ces chiffres, c'est l'amidon surtout qui est brûlé. Mais la partie non brûlée de l'amidon subit d'importantes modifications. Une certaine quantité fixe de l'eau et se transforme en glucose. Cette hydratation de l'amidon se fait sous l'influence d'une diastase dont nous avons déjà parlé, l'*amylase*. Cette transformation d'ailleurs est purement chimique, car on peut parfaitement enlever les cotylédons et les remplacer par une pâte ou de l'empois d'amidon, sans que la germination de la plante soit troublée. Cela laisse clairement entrevoir la signification des oxydations qui se pro-

duisent dans la graine, signification sur laquelle nous avons, à plusieurs reprises, insisté.

La cellulose se produit également aux dépens du glucose. Mais, comme la transformation du glucose en cellulose n'a pu être expérimentalement réalisée, nous ne connaissons pas exactement le processus de cette synthèse. Peut-être y a-t-il là aussi intervention d'une diastase.

Les expériences de Fleury et de Peters sur la germination du ricin et de la courge montrent que la matière grasse ou huileuse de la graine diminue dans tous les organes et que, aux dépens de la partie non brûlée, il se forme du sucre (glucose), un peu de gomme, de l'amidon et de la cellulose. Les matières azotées et minérales ne subissent pas, au contraire, en poids, de modifications appréciables, bien que, en réalité, les combinaisons dans lesquelles entre l'azote subissent, au cours de la germination, de nombreuses transformations.

Les phénomènes respiratoires ne sont pas les seuls échanges gazeux que les plantes réalisent; les végétaux, en effet, fixent l'acide carbonique et, certains au moins, l'azote atmosphérique. La fonction qui en résulte dépend donc bien du milieu aérien; mais, à cet égard, le milieu aérien perd le caractère spécial de fournisseur d'énergie, sous lequel nous l'envisageons ici, pour devenir, dans toute l'acception du terme, milieu nutritif. C'est donc en étudiant le milieu nutritif que nous aurons à examiner le rôle de l'acide carbonique et de l'azote dans la nutrition végétale. Néanmoins, il faut indiquer brièvement le mécanisme des échanges gazeux qui s'accomplissent chez les plantes.

Les gaz diffusent à travers les membranes des cellules, même des cellules épidermiques plus ou moins cutinisées et recouvertes de matières cireuses. Mais, en réalité, ce sont les stomates qui, d'après les expériences de Garreau et de Merget, semblent surtout être les organes de la circulation des gaz. De plus, contrairement à Boussingault, Mangin a montré que les stomates concourent non seulement à la respiration, mais aussi

à l'assimilation chlorophyllienne[1]. Ils ont également un rôle dans la transpiration et la chlorovaporisation.

Pour comprendre le mécanisme des échanges gazeux, il faut considérer, par exemple, une des cellules de la cavité d'une chambre sous-stomatique et faire abstraction du phénomène respiratoire. Si la plante est placée dans l'obscurité, il y a équilibre gazeux entre la cellule limitante et la chambre sous-stomatique, et entre celle-ci et l'atmosphère extérieure. Mais si un rayon lumineux vient frapper la plante, aussitôt de l'oxygène se dégage de la cellule, et l'équilibre gazeux est rompu. De l'acide carbonique emprunté à l'atmosphère de la chambre sous-stomatique pénètre donc dans la cellule. D'autre part, l'équilibre est aussi rompu entre l'atmosphère de la chambre sous-stomatique et l'atmosphère extérieure. De l'acide carbonique extérieur remplace, en franchissant l'ostiole, celui qui a disparu de l'atmosphère sous-stomatique, tandis que l'excès d'oxygène contenu dans celle-ci diffuse à l'extérieur. « Ainsi s'établit, entre le corps même de la cellule et l'atmosphère extérieure, une circulation gazeuse qui se règle étroitement sur la consommation faite par la cellule[2]. »

3° Respiration animale.

Chez les animaux, la fonction respiratoire est fondamentalement identique à ce qu'elle est chez les végétaux; elle consiste toujours en une absorption d'oxygène; mais une modification intéressante y fait son apparition. En effet, par suite de sa lente adaptation à des conditions qui l'ont rendu incapable de synthèses organiques très étendues, l'organisme animal dépense plus qu'il ne crée; il est exothermique par conséquent. Cette exothermie suppose nécessairement des combustions intenses, et il n'y a que l'oxygène apporté par le milieu ambiant qui puisse les permettre. Encore faut-il, pour cela, que la plus

1. Mangin, *Fonction des stomates* (*Revue générale des sciences*, 1890, p. 100 et suiv.).
2. Cf. Daguillon, *Leçons élémentaires de botanique*, p. 364-366.

grande surface possible de l'organisme soit en contact avec cet oxygène. Or, comme l'a montré Spencer, à mesure que la masse organique (ou protoplasmique) s'accroît par nutrition, son volume augmente comme le cube et sa surface comme le carré seulement de ses dimensions. Il s'ensuit que l'absorption d'oxygène par la surface devient insuffisante. C'est peut-être là, comme le pense Orr, une cause d'excitation fonctionnelle qui pousse l'organisme, non seulement à s'étendre, puisque, à mesure qu'il s'éloigne de la forme sphérique, sa surface augmente par rapport à son volume, mais encore à constituer un système de cavités intérieures qui doublent, pour ainsi dire, la périphérie du corps.

Telle est l'origine des fonctions circulatoire et respiratoire qui, d'abord confondues chez les animaux les plus inférieurs (échinodermes, cœlentérés, spongiaires, etc.), se différencient peu à peu et arrivent à constituer, chez les êtres plus perfectionnés, deux fonctions distinctes, mais étroitement dépendantes. C'est ainsi que, chez ces derniers, apparaît, dans les cavités intérieures, un liquide, le sang ou l'hémolymphe, qui forme le *milieu intérieur* pour les cellules profondes, et sert à transporter à la fois les matériaux nutritifs, l'oxygène et les déchets de fonctionnement.

Pour que le sang puisse véhiculer l'oxygène et le porter aux tissus où les oxydations se produisent, il faut qu'il le fixe. Comment se fait cette fixation d'oxygène? Cela nous amène à examiner la constitution du sang dans ses rapports avec la fonction que nous étudions ici.

Chez les vertébrés, le sang est essentiellement constitué par un plasma liquide et des éléments figurés, dont les plus importants sont les hématies ou globules rouges. Mais, comme nous le verrons, ni ces globules, ni la couleur rouge, ni même aucune matière colorante fixatrice ne sont rigoureusement nécessaires à la vectation de l'oxygène, puisque, chez certains invertébrés, la matière fixatrice est dissoute dans le plasma, qu'elle peut prendre des teintes différentes, bleue, verte, rose, et peut enfin complètement manquer, comme chez les échinodermes,

les bryozoaires, les ascidies, beaucoup de mollusques. Ces variations, dans un liquide aussi important que le sang, montrent que sa constitution n'a rien de téléologiquement nécessaire, mais qu'elle est subordonnée à des conditions purement chimiques, auxquelles les organismes se sont adaptés suivant la nature propre du milieu où ils ont évolué. C'est ce que va nous montrer l'examen des matières colorantes du sang, fixatrices d'oxygène, et spécialement de l'hémoglobine.

L'hémoglobine est une matière albuminoïde ferrugineuse. Sa composition centésimale moyenne est la suivante :

C..........................	54	pour 100.
H..........................	7,23	—
Az..........................	16,25	—
S..........................	0,63	—
Fe..........................	0,42	—
O..........................	21,45	—

et W. Preyer lui a attribué cette formule, déjà citée :

$$C^{600}H^{960}Az^{154}S^{3}FeO^{179}.$$

Cette hémoglobine imprègne le stroma des hématies, mais on ne sait encore exactement de quelle façon. Ce qui tendrait à faire croire que ce n'est pas à l'état de dissolution, c'est que, bien que le sérum la dissolve très facilement, néanmoins l'hémoglobine ne diffuse pas. D'ailleurs, elle existe en dissolution dans le sang dépourvu de globules, ainsi que cela se voit chez un certain nombre d'invertébrés. Kühne, d'autre part, a reconnu l'existence de l'hémoglobine dans les muscles, et plus récemment, Zalesky, sans retrouver l'hémoglobine, y a néanmoins confirmé l'existence du fer.

L'hémoglobine, en présence de l'air, s'oxyde et devient l'oxyhémoglobine. Cette fixation d'oxygène constitue sa propriété fondamentale et explique le rôle qu'elle joue dans les organismes animaux supérieurs. En effet, 100 centimètres cubes de sérum dissolvent normalement $0^{cmc},45$ d'oxygène; une même quantité d'hémoglobine en fixe 22 centimètres cubes, soit cinquante fois plus. Mais cette combinaison de l'hémoglobine avec

l'oxygène n'est stable que sous une pression d'oxygène supérieure à 62 millimètres de mercure, ce qui équivaut à 370 millimètres de pression barométrique, ou à une altitude de 5500 mètres. Au-dessous de cette pression d'oxygène, l'oxyhémoglobine se dissocie, ce qui explique les accidents du mal des montagnes.

Notons ici que la proportion d'hémoglobine du sang varie avec les espèces animales, comme le montre le tableau suivant, emprunté à Beaunis [1].

Homme	12,3	pour 100.
Chien	13,8	—
Porc	13,2	—
Bœuf	12,3	—
Mouton	11,2	—
Lapin	8,4	—
Coq	8,5	—
Canard	8,1	—

En résumé, l'hémoglobine possède la propriété de fixer l'oxygène des milieux aérés et de l'abandonner quand la tension de l'oxygène extérieur baisse suffisamment. Cet oxygène est alors activé par l'hydrogène issu des dédoublements fermentatifs profonds et devient capable d'accomplir les oxydations intenses que nous constatons dans l'organisme. Tel est, peut-on dire, le schéma général de la fixation et du dégagement de l'oxygène. Mais ce schéma ne s'applique qu'aux animaux supérieurs; il varie avec les espèces, suivant les conditions qui ont présidé à leur évolution propre. Et ces variations montrent que le but essentiel de la fonction respiratoire est une fixation d'oxygène en rapport avec les oxydations qui doivent s'accomplir dans l'organisme, c'est-à-dire avec la quantité d'énergie dont il a besoin.

En effet, pour que l'oxygénation maximum puisse se produire, il faut, d'après la loi de H. Spencer, que la surface du corps augmente par rapport à sa masse. Les animaux se sont diversement pliés à cette nécessité. Les uns ont constitué un

1. *Physiologie*, t. Ier, p. 197.

système de cavités intérieures, baignées par un liquide qui jouit de la propriété de fixer ou de dissoudre l'oxygène emprunté au milieu aérien (air libre ou dissous). L'organe où la fixation d'oxygène se fait peut être interne (poumons) ou externe (branchies, des annélides marines surtout). Dans le premier cas, l'air va à la rencontre du sang; c'est le contraire dans le second. D'autres animaux, comme les insectes et les araignées, forment aussi un système de cavités intérieures, mais ouvertes, en communication avec le milieu aérien qui les parcourt incessamment. Ce sont les trachées, dont le schéma est analogue à celui du poumon, avec cette différence que l'air seul vient au-devant du sang et qu'aucun organe d'hématose spécial n'apparaît. Tous, enfin, et quelques-uns exclusivement (protozoaires, cœlentérés, certains échinodermes et certains vers) sont capables de fixer l'oxygène par la surface même du corps. Mais cette respiration cutanée est insuffisante si la consommation d'énergie est considérable ; elle est d'ailleurs souvent restreinte ou empêchée par des différenciations du derme et de l'épiderme.

Ces modes respiratoires répondent aux différents modes de fixation de l'oxygène. Les protozoaires, les spongiaires, les cœlentérés, les êtres peu différenciés, ont une respiration directe; l'oxygène est immédiatement fixé. Au contraire, avec les poumons, les branchies ou les trachées des organismes très complexes, la respiration est indirecte. L'oxygène est dissous ou fixé par le sang, et ce n'est qu'ultérieurement que le dégagement se fait et que les oxydations se produisent. La matière colorée qui fixe l'oxygène varie également ; elle est rouge (hémoglobine), rose (tétronérythrine), verte (chlorocruorine), bleu (hémocyanine), change de teinte au moment où la combinaison a lieu, et son pouvoir fixateur est en rapport avec l'activité des organismes.

L'hémoglobine est le type le plus parfait de ces matières fixatrices. Elle se rencontre chez tous les vertébrés (sauf *Leptocephalides* et *Amphioxus*) et quelques invertébrés, annélides, hirudinées (*Nephelis*), insectes (larves de *Chironomus*), crustacés

(*Daphnia*, *Cheirocephalus*), turbellariés (*Polia sanguirubra*), mollusques (*Planorbis*), et même chez un échinoderme de la baie de Naples, d'après Fœttinger.

Chez certaines annélides marines (*Sabella ventrilabrum*, *siphonostoma*), le sang, au lieu d'être rouge, est vert, et cette matière colorante verte, à laquelle Ray-Lankester a donné le nom de *chlorocruorine*, joue le même rôle respiratoire que l'hémoglobine. Elle forme, avec l'oxygène, une combinaison peu stable qui se dissocie en oxygène et chlorocruorine sous les mêmes influences que l'oxyhémoglobine. Ray-Lankester pense qu'il y a une étroite parenté chimique entre les matières colorantes du sang rouge et du sang vert. Mais les minimes quantités de liquide vert que fournissent les *Sabelles* n'ont pas permis de rechercher, dans la chlorocruorine, la présence du fer ou d'un autre métal oxydant.

Chez les céphalopodes (*Octapus*, *Sepia*, *Eledone*), quelques gastéropodes (*Arion*, *Limax*, *Helix*) et beaucoup de crustacés (homard, langouste, squille, crabe, limule, écrevisse), la matière fixatrice d'oxygène est représentée par une substance bleue cuprifère à laquelle Frédéricq, qui l'a découverte, a donné le nom d'*hémocyanine*. Cette substance présente de grandes analogies avec l'hémoglobine et la chlorocruorine; mais elle n'est bleue qu'à l'état de combinaison avec l'oxygène; en dehors de cette combinaison, le liquide reste incolore [1]. Le rôle actif est ici joué par le cuivre qui est, comme le fer, un oxydant énergique.

L'hémoglobine, la chlorocruorine et l'hémocyanine sont indispensables, en raison du rôle fixateur qu'elles jouent, aux animaux à mouvements actifs qui font conséquemment une grande dépense d'oxygène. Ce gaz, en effet, est peu soluble dans l'eau et les solutions d'albumine (plasma), et la petite quantité qui se trouverait dissoute dans un sang privé d'hémoglobine ou des autres matières fixatrices, deviendrait insuffisante eu égard aux besoins. De là l'apparition de ce mode de fixation et de transport de l'oxygène. Chez les animaux séden-

1. L. Frédéricq, *la Respiration dans la série animale* (*Revue scientifique*, 1881, deuxième semestre, p. 558).

taires ou à mouvements peu actifs, comme les échinodermes, les bryozoaires, les ascidies, beaucoup de mollusques, il ne paraît pas exister de substances colorées du sang capables de fixer et de transporter l'oxygène. Le peu d'oxygène que le sang dissout est alors suffisant à la production des oxydations restreintes et de la petite quantité d'énergie que ces êtres consomment. Quant aux protozoaires à mouvements très vifs, c'est la couche ectodermique de leur protoplasma qui fixe directement l'oxygène dissous dans le milieu ambiant et l'utilise.

En raison des mouvements nombreux et rapides qu'ils exécutent, les insectes ont une grande activité respiratoire et produisent des oxydations assez intenses pour élever parfois sensiblement leur température. Néanmoins, une matière fixatrice n'est pas ici nécessaire, car, en vertu de la disposition anatomique de leur appareil respiratoire, le sang se trouve toujours et partout en contact avec le milieu aérien par les trachées, et la quantité d'oxygène qu'il dissout normalement est suffisante (parce qu'elle est constamment renouvelée et n'a pas besoin d'être charriée bien loin) à la consommation qui en est faite. Les trachées, d'ailleurs, portent l'air jusque dans les profondeurs des tissus. Cependant, Frédéricq a vu que le sang de la larve d'un coléoptère, l'*Oryctis nasicornis*, prend à l'air une coloration brune. Mais ce physiologiste ne croit pas que cette coloration appartienne à une matière fixatrice d'oxygène; il l'attribue simplement à un phénomène cadavérique, et lui dénie toute espèce de rôle dans la respiration[1].

Cet exposé sommaire nous fait toucher du doigt, pour ainsi dire, la cause fondamentale de la fonction respiratoire, et nous montre comment les êtres se sont diversement adaptés aux conditions qui leur étaient imposées de manière à toujours régler le gain d'oxygène (c'est-à-dire d'énergie disponible) sur la dépense qui en sera faite. C'est là le point de départ de la fonction respiratoire, le *moyen* qu'elle emploie pour s'exercer. Il nous faut maintenant entrer dans le détail des échanges chi-

1. Cf. Frédéricq, *loc. cit.*, p. 559-560.

miques, examiner comment ils s'accomplissent et quels en sont les résultats.

Nous avons précédemment indiqué (p. 117 et suiv.) la composition du milieu aérien libre ou de l'air dissous que respirent les êtres aquatiques. Cet air change de composition entre le moment où il pénètre dans l'organisme et le moment où il en sort. Ces variations sont exprimées, chez l'homme, par exemple, par les chiffres du tableau suivant :

	AIR INSPIRÉ.	AIR EXPIRÉ.
Oxygène.................... ..	20,70	15,4
Azote.........................	79,20	79,3
Acide carbonique	0,00025	4,3

Il en résulte que de l'oxygène a été fixé et que, réciproquement, une certaine quantité — non correspondante du reste — d'acide carbonique a été dégagée. Le rapport de CO^2/O, dit *quotient respiratoire*, est égal en moyenne à 0,916 dans la respiration normale. Mais ce rapport varie dans des limites assez étendues, d'autant plus qu'il n'y a aucun parallélisme entre l'absorption de O et l'élimination de CO^2, et que des grenouilles placées dans un milieu complètement dépourvu d'oxygène continuent à dégager de l'acide carbonique. C'est pourquoi Henriot et Richet ont distingué la *production* et l'*excrétion* de CO^2. Quant à la valeur de l'azote, elle reste sensiblement invariable. Regnault et Reiset ont signalé un petit excès d'azote dans l'air expiré — fait récemment confirmé par Seegen et Nowak — azote qui serait d'origine alimentaire. Cependant les recherches de Jolyet, Bergognié et Sigalas semblent, au contraire, indiquer une absorption d'azote.

Mais il ne faut pas croire que nous restituons une quantité de gaz égale à celle que nous inspirons et que nos poumons peuvent contenir. Si le volume que nous expirons est sensiblement le même que le volume inspiré, cela tient à la dilatation que l'air subit du fait de la température plus élevée dans nos

poumons. L'air expiré a une température à peu près constante de + 36° C. environ ; la différence des volumes est donc proportionnelle à la différence des températures du milieu extérieur et du milieu intérieur. En réalité, abstraction faite de la vapeur d'eau, émise en grande quantité dans l'expiration, et en supposant l'air inspiré et l'air expiré ramenés à la même température et à la même pression, l'air inspiré a un volume un peu plus grand, 1/50 environ, que l'air expiré. Cette différence semble provenir de l'oxygène. En effet, il y a 5,5 pour 100 d'oxygène fixé, et 4,3 d'acide carbonique éliminé ; or, cet acide carbonique ne répond, en poids, qu'à 3,2 environ d'oxygène. Que devient donc le surplus d'oxygène?

Pour répondre à cette question, il faut se rappeler dans quelles conditions se font les oxydations profondes, et quels sont les produits éliminés par la voie pulmonaire. Nous avons vu que, suivant Hoppe-Seyler, l'oxygène fixé par l'hémoglobine ne parvient à produire, à la température physiologique, des oxydations énergiques que grâce à l'activation que lui procure l'hydrogène provenant des dédoublements fermentatifs. Si cette explication est vraie, il doit y avoir un rapport entre la quantité d'oxygène fixé, et celle d'acide carbonique et de vapeur d'eau éliminés. Malheureusement, s'il est relativement facile d'apprécier la première, il n'en est pas de même de la seconde. En effet, l'acide carbonique provient non seulement des oxydations déterminées par l'oxygène inspiré, mais aussi des dédoublements fermentatifs, comme nous l'avons vu (chap. III). On peut, à la vérité, supposer que les carbonates excrétés par les divers émonctoires représentent probablement l'acide carbonique des dédoublements fermentatifs. Mais ce n'est là qu'une probabilité, qu'aucun fait expérimental ne vérifie directement. D'autre part, la vapeur d'eau expirée provient non seulement du sang, mais aussi de celle déjà contenue dans l'air inspiré. Comme, dans l'expiration normale, la vapeur d'eau est toujours voisine de son point de saturation, il en résulte que la quantité d'eau fournie par le sang est inversement proportionnelle à l'état hygrométrique de l'air. Enfin, l'eau du sang ne pro-

vient pas que des oxydations; elle provient aussi de l'apport alimentaire. Il faudrait donc, pour déterminer, avec une rigueur suffisante, la quantité d'eau formée dans l'organisme (par oxydation), comparer la quantité totale d'eau éliminée par le poumon, la sueur, l'urine, les fécès, les larmes, le mucus, etc., à la quantité d'eau introduite par la voie alimentaire. Cette comparaison est très difficile à établir. Néanmoins, Vierordt estime que la quantité d'eau formée dans l'organisme est égale à 296 grammes. Beaunis fournit des chiffres plus faibles, 214 grammes seulement. Acceptons ces derniers. Or, 214 grammes d'eau représentent 190 grammes d'oxygène; d'autre part, les 850 grammes d'acide carbonique éliminés quotidiennement donnent 620 grammes d'oxygène. Soit, en tout, 810 grammes. Mais la quantité d'oxygène retenue par la respiration varie de 750 à 800 grammes. On peut donc admettre que le surplus d'oxygène, qui ne reparaît pas dans l'acide carbonique expiré, est employé à la formation d'eau, et cette conclusion apporte à la théorie de Hoppe-Seyler une confirmation indirecte. C'est là ce qui explique, comme nous l'avons vu à propos du quotient respiratoire des végétaux, que le rapport CO^2/O tende vers l'unité avec une alimentation très riche en hydrates de carbone, tandis qu'il s'abaisse jusqu'à 0,6 avec une alimentation albuminoïde ou grasse. Dans le premier cas, en effet, tout l'oxygène extérieur est utilisé à oxyder le carbone et reparaît en CO^2; dans le second, au contraire, les graisses contenant peu d'oxygène et beaucoup d'hydrogène, il donne moins de CO^2 et plus de H^2O. D'où déficit d'oxygène dans l'élimination pulmonaire de CO^2.

La masse gazeuse que peuvent contenir les poumons n'est pas totalement renouvelée à chaque mouvement d'inspiration et d'expiration. Le volume de cette masse est d'environ 5 litres pour un homme vigoureux, Or, la quantité d'air inspiré ou expiré est, d'après Gréhant, de 500 centimètres cubes en moyenne. La différence, soit 4500 centimètres cubes, peut être divisée en deux parts, la réserve respiratoire (et air complémentaire), qui représente le volume d'air admis ou expulsé par

les mouvements respiratoires les plus intenses possibles, et l'air résidual ou résidu respiratoire, qui représente la quantité d'air qui reste à poste fixe, dans les poumons, quelque intenses que soient les respirations, et qui ne disparaît que lorsque les poumons se vident par lésion de la plèvre et des parois thoraciques. Cette dernière quantité étant estimée à 1 200 centimètres cubes environ, la réserve respiratoire est donc de 3 200 centimètres cubes à peu près. Ces chiffres nous expliquent pourquoi, comme l'a montré Gréhant, les inspirations profondes renouvellent plus complètement la masse gazeuse des poumons que les inspirations courtes et fréquentes. En effet, Vierordt a prouvé que l'air des poumons n'a pas une composition uniforme; la partie supérieure est plus riche en oxygène, la partie inférieure en acide carbonique. Il s'établit, à la vérité, des courants de diffusion; mais la quantité d'air pur qui reste dans les poumons après l'expiration étant environ les deux tiers de l'air pur introduit par l'inspiration, il est facile de voir que la teneur moyenne en acide carbonique sera d'autant plus élevée que le volume d'air introduit sera plus petit, quelque souvent qu'il soit renouvelé. C'est là ce qui démontre l'utilité de la gymnastique respiratoire.

L'intensité des échanges respiratoires varie singulièrement avec les espèces. D'une manière générale, ce sont les oiseaux qui ont la respiration la plus active, puis viennent les mammifères. A cet égard, les insectes l'emportent sur les vertébrés à sang froid. Enfin, il paraît y avoir aussi, dans une même classe zoologique au moins et chez les vertébrés à sang chaud, un rapport inverse entre la taille de l'animal et l'activité de ses échanges respiratoires. Sous les mêmes conditions externes, les animaux de petite taille, en effet, perdent, par rapport à leur poids, des quantités de chaleur plus considérables que les animaux de grande taille, la surface par unité de poids étant plus petite chez ces derniers. Il faut donc que les combustions destinées à fournir de la chaleur soient, pour une même masse de tissus, plus énergiques chez les petits animaux que chez les grands (Lapicque).

La respiration et les réactions chimiques internes ont pour résultat de charger le sang de gaz. La proportion et la nature de ces gaz varient suivant que le sang est veineux ou artériel, comme l'indique le tableau suivant, qui donne les gaz du sang de chien pour 100 volumes :

	O	CO^2	Az	GAZ TOTAL.
Sang artériel...........	18,59	38,63	2,27	59,49
Sang veineux..........	7,82	47,80	1,74	57,36

Sous quelle forme ces gaz se trouvent-ils dans le sang?

Nous avons vu de quelle manière l'hémoglobine fixe l'oxygène. Mais cette combinaison est peu stable, car le vide, la chaleur, des agents réducteurs, suffisent à la détruire. De plus, une certaine quantité d'oxygène est à l'état de simple dissolution dans le plasma, mais cette quantité est toujours minime et ne dépasse guère 1/2^{cc} par 100 centimètres cubes de plasma.

Une question se pose ici. Abstraction faite de toute hypothèse sur la manière dont l'oxygène est fixé par l'hémoglobine, comment se fait-il que les oxydations ne se produisent que dans l'intimité des tissus, alors que le sang charrie des matières très oxydables et que la dissociation de l'oxyhémoglobine est rendue possible? Ce résultat est, en effet, difficilement explicable, si l'on admet que l'oxygène se combine directement à l'albuminoïde hémoglobine, attendu que, dans ce cas, rien ne l'empêche de se dissocier quand la pression de l'oxygène descend au-dessous de 62 millimètres de mercure. C'est ainsi, du reste, qu'Estor et Saint-Pierre avaient attribué la diminution de l'oxygène dans les artères éloignées aux oxydations accomplies pendant le parcours, alors qu'elle n'est due réellement qu'aux conditions mécaniques de la circulation du sang qui font que les globules rouges sont plus nombreux dans les artères volumineuses. Nous le savons, en effet, les oxydations ne peuvent se produire que si tout d'abord il y a de l'hy-

drogène rendu libre par le fonctionnement des plastides. Or, cet hydrogène ne se rencontre que dans les tissus profonds, et on n'en trouve que des traces dans le sang. Il en résulte qu'aucune oxydation ne peut réellement s'y produire. C'est, du reste, ce qu'ont péremptoirement démontré les expériences d'Œrtmann[1] qui, remplaçant, chez des grenouilles, le sang par la solution physiologique de chlorure de sodium (à 7 pour 1000), a vu les échanges gazeux continuer et en a logiquement conclu que les oxydations se produisent dans les tissus. D'autre part, pour que la diffusion de l'oxygène puisse avoir lieu, il faut que les membranes le permettent. Or, ces membranes ne sont assez minces que dans les capillaires, les tuniques artérielles étant fort compactes.

L'acide carbonique est fixé par les globules rouges et par le plasma. Gréhant et Quinquaud admettent qu'une quantité considérable de cet acide est fixée par les globules. Contrairement à Pflüger, P. Bert a montré que tout le CO^2 du sang se trouve à l'état de combinaison, puisque les alcalis n'y sont pas saturés d'acide carbonique et que les accidents asphyxiques ne se manifestent que quand ils sont saturés et que CO^2 apparaît, dans le sang, en dissolution. Cette combinaison est analogue à celle de l'oxyhémoglobine, comme nous l'avons vu, et Bunge en a très bien expliqué le mécanisme. L'hémoglobine devient, en quelque sorte, une carbohémoglobine ; dans le poumon, elle s'oxyde en présence de l'oxygène, devient de l'oxyhémoglobine et libère son acide carbonique qui est éliminé.

Dans le plasma, l'acide carbonique se trouve en combinaison et probablement sous trois états : de carbonate, de bicarbonate et de phospho-carbonate de soude. Une simple différence de pression — qui se produit dans le poumon — suffit à dégager CO^2 des bicarbonates. Quant aux carbonates et phospho-carbonates, il faut la présence d'un acide pour dégager CO^2. Après les expériences de Pflüger, dans le vide, on a supposé que les hématies acquièrent les propriétés d'un acide ou

1. *Archives de Pflüger*, t. XV, 1877.

dégagent un acide qui décompose le carbonate de soude (Preyer). Mais c'est là une supposition gratuite; ce rôle d'acide est très vraisemblablement tenu par la diastase saccharifiante que les globules mettent en liberté quand ils commencent à s'altérer. Le sang étant d'ailleurs un milieu alcalin, ses bases, par conséquent, n'étant pas saturées, il est peu croyable qu'un acide y existe normalement pour déterminer, dans les poumons, le dégagement de l'acide carbonique.

Quant à l'azote, il paraît être à l'état de dissolution dans le sang et il s'élimine naturellement par un mécanisme que nous allons maintenant examiner.

La stabilité de la combinaison et le dégagement de l'oxygène et de l'acide carbonique sont dus, en dehors des propriétés chimiques de l'hémoglobine, à des différences de pression de ces gaz dans le milieu extérieur et le milieu intérieur.

Dans le milieu aérien libre ou air atmosphérique, les pressions partielles sont les suivantes, pour chacun des constituants de l'air :

Oxygène..................	158 millimètres.
Azote.....................	601 —
Acide carbonique..........	0,002 —

Ces pressions varient dans l'acte respiratoire; elles sont négatives, c'est-à-dire inférieures à la pression atmosphérique, pendant l'inspiration; positives, au contraire, pendant l'expiration. C'est ce que montre le tableau suivant, emprunté à Beaunis.

	PRESSION de L'AIR.	PRESSION PARTIELLE DE O	PRESSION PARTIELLE DE CO^2
Inspiration calme.......	760 — 1 = 759	157mm	0mm,001
— profonde . .	760 — 57 = 703	146	0 ,001
Expiration calme.......	760 + 2 = 762	117	31 ,5
— profonde....	760 + 87 = 847	130	36 ,4

Dans les vésicules pulmonaires, ces pressions deviennent les suivantes.

	OXYGÈNE.		ACIDE CARBONIQUE.	
	POUR 100.	PRESSION PARTIELLE.	POUR 100.	PRESSION PARTIELLE.
Inspiration calme...........	17	129mm	4	30mm
— profonde........	20	140	1	7
Expiration calme...........	16	121	5	38
— profonde........	13	110	8	67

Enfin, dans le sang des capillaires du poumon, ces gaz présentent la tension suivante, d'après les recherches de Strassburg.

	TENSION DE O.	TENSION DE CO^2.
Sang artériel............	59mm,2	42mm
— veineux...........	44	82

Les échanges gazeux entre le sang et l'air des poumons résultent simplement des chiffres que nous venons de donner, et dépendent des lois physiques de l'absorption et de la diffusion. Quand un gaz, de l'oxygène par exemple, est en présence d'un liquide, l'absorption du gaz dépend uniquement, toutes choses égales d'ailleurs, de l'excès de pression de l'oxygène extérieur sur la pression de l'oxygène dissous, et de la présence, dans le liquide, d'un gaz étranger et indifférent. Il en est de même pour la diffusion d'un gaz absorbé, tel que l'acide carbonique. Dans le sang, toutefois, les gaz (O et CO^2) sont, non seulement dissous, mais combinés. Toutefois, cette combinaison est très lâche, comme nous l'avons vu, ce qui fait que

l'absorption et l'élimination restent, dans de certaines limites, sous la dépendance des variations de pression [1]. Les échanges gazeux se produisent entre, d'une part, les fines parois des capillaires, et, d'autre part, l'épithélium alvéolaire ou la membrane des cellules profondes. Toutes les conditions sont donc réalisées pour que l'osmose gazeuse se produise.

L'oxygène et l'hémoglobine forment, en effet, une combinaison qui reste stable tant que la pression partielle de l'oxygène ne descend pas au-dessous de 62 millimètres. A une pression inférieure, la combinaison ne peut plus se faire ou bien l'oxyhémoglobine se dissocie. Les chiffres du tableau suivant indiquent donc clairement dans quelles conditions se fait la fixation d'oxygène :

	TENSION DE O		DIFFÉRENCE.
	DANS L'AIR DES VÉSICULES.	DANS LES CAPILLAIRES DU POUMON.	
Inspiration calme...........	129mm	44mm	85mm
— profonde........	140	44	96
Expiration calme	121	44	77
— profonde	110	44	66

Cependant, dans le sang artériel, la tension de l'oxygène devient supérieure à 44 millimètres, et voisine, par conséquent, du point de stabilité de l'oxyhémoglobine. L'oxyhémoglobine, arrivant dans les capillaires généraux, se trouve en contact avec des liquides où la tension partielle de l'oxygène est très faible ; par suite, elle se dissocie, en présence de l'hydrogène, et l'oxygène est mis en liberté.

C'est par un phénomène rigoureusement analogue que l'acide carbonique passe d'abord des tissus dans le sang, où sa tension

1. Beaunis, *op. cit.*, t. II, p. 142-143.

partielle est plus faible ; puis, par la même raison, du sang dans le milieu aérien. D'ailleurs, ses combinaisons avec l'hémoglobine et les sels du plasma ne sont pas moins instables que celles de l'oxygène. Mais il faut noter que l'élimination d'acide carbonique se fait surtout au moment de l'inspiration, par suite de la plus grande différence des tensions, comme l'indiquent les chiffres suivants, empruntés à Beaunis.

	TENSION DE CO^2		DIFFÉRENCE.
	DANS LE SANG DES CAPILLAIRES	DANS L'AIR DES VÉSICULES.	
Inspiration calme...........	82^{mm}	30^{mm}	52^{mm}
— profonde........	82	7	75
Expiration calme...........	82	38	44
— profonde........	82	67	15

Ces divers chiffres expliquent les phénomènes de l'*asphyxie normale*, c'est-à-dire de l'asphyxie uniquement due à une mauvaise proportion des constituants normaux du milieu respiratoire. Si la pression partielle de l'oxygène est insuffisante, comme cela se produit dans les hautes altitudes (mal de montagne), l'oxygène ne peut plus se combiner à l'hémoglobine et il n'y a plus hématose ; si la pression partielle de l'acide carbonique est, au contraire, trop considérable (quand CO^2 atteint environ 3 pour 100, comme cela se produit dans les milieux confinés), l'acide carbonique ne peut plus se dégager du sang et l'hématose n'a pas lieu non plus. Quant à l'asphyxie par intoxication (par l'oxyde de carbone par exemple) ou par des pressions trop fortes d'oxygène (5 à 6 atmosphères), nous n'avons pas à nous en occuper pour le moment. Nous ne dirons rien non plus de la respiration cutanée, qui, bien que constatée chez un grand nombre d'animaux, est mal connue dans ses détails, quoique son mécanisme soit analogue à celui que nous

venons d'exposer. Chez l'homme et les animaux supérieurs, où cette respiration existe aussi, elle est toujours très faible. L'homme, par jour et par la voie cutanée, absorbe 6 grammes d'oxygène et élimine 10 grammes d'acide carbonique environ.

Dans toute la série animale, les échanges respiratoires se font sous l'empire des mêmes lois, mais avec les variations qu'y introduisent les conditions diverses au milieu desquelles vivent les espèces. Le rapport des pressions gazeuses dans le milieu externe et le milieu interne change peu, mais ces pressions elles-mêmes peuvent être ou plus faibles, comme cela arrive pour les organismes des grandes altitudes (Thibet, Pérou, etc.), ou beaucoup plus fortes, comme nous le voyons chez les êtres des fonds marins. L'équilibre, dans tous les cas, est maintenu et le sang des animaux contient toujours une proportion normale de gaz. Il n'y a là qu'un fait d'adaptation qui se traduit, chez les animaux vivant dans un milieu raréfié, par une augmentation de la proportion d'hémoglobine et du nombre des hématies, comme l'ont montré Regnard et Vyault, d'où résulte une augmentation du pouvoir et de la surface d'absorption proportionnelle à la diminution de tension partielle de l'oxygène.

CHAPITRE V.

LE MILIEU LIQUIDE.

1° Rôle et composition des eaux biologiques.

L'eau chimiquement pure est composée d'hydrogène et d'oxygène, et l'on admet que sa molécule (H^2O) est la plus petite de toutes les molécules chimiques. C'est pourquoi elle traverse les membranes semi-perméables, et agit comme dissolvant sur un très grand nombre de corps. Nous ne pouvons expliquer ici l'état dynamique des solutions, et nous renvoyons à cet égard aux traités de chimie et de physique générales. Mais il importe de remarquer que l'eau n'est indispensable aux organismes qu'en vertu de ce pouvoir dissolvant qui permet aux matériaux divers du milieu nutritif (substances Q), d'arriver au contact des matières plastiques et d'entrer en réaction avec elles. D'où l'adage des anciens : *Corpora non agunt nisi fluida*. C'est pourquoi il s'est constitué, chez tous les êtres un peu compliqués, un milieu intérieur liquide où l'eau domine.

Le rôle biologique essentiel de l'eau semble donc être de servir de véhicule aux éléments du milieu respiratoire (chez les êtres aquatiques) et aux éléments du milieu nutritif, et les phénomènes de vie latente consécutifs à une privation d'eau, à une dessiccation plus ou moins complète (anhydrobiose de Giard), proviennent en conséquence de ce que les réactions entre les substances Q et les substances plastiques ne peuvent plus s'accomplir. Bien que les substances plastiques ne soient pas, comme nous le savons, solubles dans l'eau, dont elles sont séparées par une tension superficielle plus ou moins considérable, cependant, elles en semblent imbibées, et Nägeli, dans sa *Théorie micellaire*[1], attribue à la présence de cette eau les

1. *Mecanisch-physiologische Theorie der abstammungslehre*, 1884.

phénomènes d'équilibre que manifeste la matière vivante. Il est très probable, en effet, qu'elle intervient pour permettre les réactions entre les substances plastiques et le milieu chimique.

La matière vivante ne peut donc manifester ses propriétés essentielles qu'en présence d'une certaine quantité d'eau, car c'est cette eau qui lui apporte les réactifs nécessaires à cette manifestation. Cette quantité d'eau est variable, suivant l'adaptation de l'organisme, et elle est approximativement exprimée par la proportion d'eau pour 100 qu'il contient normalement. Voici, à cet égard, quelques chiffres :

Homme.....................	68	d'eau	pour 100.
Grenouille	80	—	—
Moule (sans la coquille).....	84	—	—

Comme il est facile de le comprendre, les êtres marins ou aquatiques et les êtres inférieurs, presque tous dans le même cas, renferment une plus forte proportion d'eau que les êtres aériens.

Voici maintenant pour les plantes :

Épinards (entiers)..........	88	d'eau	pour 100.
Algues	95	—	—

Mais la quantité d'eau que ces chiffres indiquent est inférieure à la réalité, parce que, à cette eau *fixe*, qui participe aux tissus, il faut encore ajouter l'eau *circulante*, c'est-à-dire l'eau qui est absorbée et éliminée en un temps donné. La valeur de cette eau circulante n'est guère connue que pour l'homme et les animaux domestiques dont on a étudié avec soin la ration alimentaire. Pour un homme adulte et moyen, pesant 60 kilogrammes, exécutant un travail ordinaire, la valeur de cette eau circulante est de 3 kilogrammes environ. Pour les animaux marins, cette valeur est à peu près inconnue. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'elle est énormément plus forte, parce que l'eau est pour eux à la fois le milieu respiratoire et nutritif. Certains faits peuvent cependant nous fixer, au moins approximativement, sur la quantité de l'eau circulante néces-

saire, par exemple, à la fixation de la chaux chez les mollusques. Une huître de taille moyenne contient environ 200 grammes de chaux. Or, comme dans l'eau de mer il y a 60 centigrammes de chaux par litre, on voit qu'il faut que l'huître ait séparé totalement toute la chaux que peuvent contenir 300 litres d'eau de mer. Cette fixation devient plus étonnante encore si l'on songe qu'elle se fait en partie au moyen d'acide phosphorique, car il n'y a que des traces de phosphates dans l'eau de mer, et, cependant, les animaux marins, vertébrés et invertébrés, contiennent tous, dans leurs tissus, de notables quantités de phosphore, soit à l'état de phosphate de chaux, de potasse et de soude, soit à l'état de combinaison organique. En revanche, cette même huître, qui a besoin de 300 litres d'eau de mer pour réunir la quantité de chaux suffisante à la constitution de sa coquille, trouve dans un seul litre assez de potasse, de soude et de magnésie, pour la constitution minérale de son organisme[1]. Cette valeur est également indéterminée pour les plantes ; on peut néanmoins s'en faire une idée approchée en se rappelant les chiffres suivants : pour l'élaboration de 1 gramme de matière sèche, il faut qu'une plante transpire, absorbe au préalable et fasse circuler, par conséquent, 250 à 300 grammes d'eau, d'après Lawes et Gilbert ; 234 grammes (blé) et 247 grammes (orge), d'après Haberlandt. Ces chiffres sont encore plus élevés quand il s'agit de plantes aquatiques ou marines.

De ce qui précède, on peut conclure que l'adaptation au milieu aérien se traduit par une diminution notable de la quantité d'eau circulante nécessaire, la quantité d'eau fixe étant d'ailleurs protégée le mieux possible contre les déperditions. Mais cette adaptation ne s'est faite que très lentement, car elle entraîne de profondes modifications, chez les animaux, des fonctions respiratoire et circulatoire.

L'eau pure ne joue donc aucun rôle direct dans les manifestations des propriétés de la matière vivante, ou si elle joue un

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet : ALIMENTS.

rôle, c'est celui d'un toxique, comme tendent à le prouver certaines expériences de Nägeli, attendu que l'eau chimiquement pure n'existe pas dans la nature. L'eau de pluie même, qui, en raison de son origine, peut être rapprochée de l'eau distillée, contient toujours des matériaux accessoires, et surtout des gaz dissous, de l'acide nitrique, de l'ammoniaque et des poussières. A plus forte raison, les eaux en contact avec le sol, eaux de source, de rivière, de lac, eau de mer, contiennent tous les matériaux solubles qu'elles ont rencontrés et en des proportions souvent considérables. Or, du moment que l'eau contient autre chose que de l'hydrogène et de l'oxygène en combinaison fixe, elle acquiert des propriétés actives et agit directement sur la matière vivante, c'est-à-dire entre en réaction avec elle.

Dans ce cas, ce n'est pas l'eau elle-même qui agit, ce sont les matières qu'elle tient en dissolution, parce que ces matières représentent des substances nutritives ou toxiques, ou bien des substances qui, en vertu de leur constitution moléculaire, de leur affinité propre, attirent ou repoussent la matière vivante, sans que, d'ailleurs, cette attraction et cette répulsion soient nécessairement liées à des propriétés bienfaisantes (synthétiques) ou malsaines (destructives).

L'eau de mer est le plus important milieu liquide biologique et cette eau offre une assez grande uniformité de composition générale. A l'exception des contrées polaires, où l'eau douce résultant de la fusion des glaces surnage à la surface et abaisse légèrement la salure dès nappes sous-jacentes et aussi de certaines mers intérieures, comme la mer Noire et la Baltique, où l'apport d'eau douce des grands fleuves est supérieur à ce que l'évaporation enlève, la composition de l'eau de mer ne varie que dans d'assez faibles limites. Elle comporte, sur 1000 parties d'eau, de 33 à 37 parties de sels dissous, parmi lesquels le chlorure de sodium figure pour plus de 25 parties (en moyenne 27). Le reste se compose de chlorures de magnésium et de potassium, de sulfates de magnésie, de chaux et de potasse, de carbonate de chaux, de bromure de magnésium, enfin d'iode, avec quelques traces d'argent et même de cuivre. L'eau

de mer renferme aussi des gaz dissous, oxygène, azote, acide carbonique, qui, à la surface, peuvent atteindre 25, 30 centimètres cubes par litre et quelquefois davantage; mais ces proportions diminuent dans les profondeurs. La densité moyenne de l'eau de mer varie depuis 1,029, pour la Méditerranée, jusqu'à 1,014 pour la mer Noire; elle est en moyenne de 1,028 à l'équateur, où l'évaporation est intense, et de 1,026 dans le voisinage du pôle Arctique, à cause des glaces. La congélation de l'eau de mer a lieu habituellement à — 2°,55 C.; mais le calme absolu peut retarder cette solidification jusqu'à — 3°,9 C. Comme son maximum de densité est à — 3°,67 C., on voit que le fond de la mer doit toujours être plus froid que la surface [1].

Les chiffres suivants indiquent la quantité de sels dissous par litre, autrement dit la salinité, pour différentes mers, d'après les recherches de Forchhammer :

Détroit de Davis et baie de Baffin	33g,167
Océan Atlantique : de l'équateur au 30e degré de latitude nord	36 ,169
— du 30e degré de latitude nord à une ligne allant de l'Écosse à Terre-Neuve	35 ,976
— de la ligne Écosse-Terre-Neuve au Groënland	35 ,556
Manche (Murray)	31 ,300
Océan Atlantique : de l'équateur au 30e degré de latitude sud	36 ,472
— du 30e degré de latitude sud à une ligne allant du Cap au cap Horn	35 ,038
Entre l'Afrique et les îles de l'océan Indien	33 ,868
Entre les îles de l'océan Indien et les îles Aleutiques	33 ,506
Entre les îles Aleutiques et les îles de la Société	35 ,219
Courant froid de Patagonie	33 ,966
Mer Antarctique	28 ,563
Mer du Nord	32 ,806
Sund et Cattégat	15 ,126
Mer Baltique	4 ,807
Méditerranée	37 ,500
Mer Noire	15 ,894
Mer Morte (Boussingault)	227 ,700

1. De Lapparent, *Géologie*, troisième édition, p. 115.

Ce dernier chiffre se décompose ainsi :

Chlorure de magnésium	107g,288	pour 1000.
— de sodium	64 ,964	—
— de calcium	35 ,592	—
— de potassium	16 ,110	—

En raison des sels qu'elle contient, la densité de l'eau de la mer Morte est très élevée = 1,194.

Voici enfin deux analyses d'eau de la mer, déjà anciennes, mais qui donnent cependant une idée suffisante de la complexité des matières dissoutes et de la multiplicité conséquente de leur action :

	OCÉAN.	MÉDITERRANÉE.
Chlorure de sodium	25,10	27,22
— de potassium	0,50	0,70
— de magnésium	3,50	6,14
Sulfate de magnésie	5,78	7,02
— de chaux	0,15	0,15
Carbonate de magnésie	0,18	0,19
— de chaux	0,02	0,01
— de potasse	0,23	0,21
Iodures et bromures	Traces.	Traces.
Matières organiques	Traces.	Traces.
Eau et pertes	964,54	958.36

Les grandes explorations récentes du *Challenger*, du *Travailleur* et du *Talisman*, etc., ont permis de connaître très exactement la composition de l'eau de mer, non seulement à la surface, mais encore à ses diverses profondeurs, et c'est là surtout ce qui est intéressant au point de vue biologique. Nous ne pouvons donner ici beaucoup de chiffres ; nous nous contenterons de rapporter la moyenne générale des analyses très nombreuses faites sur les échantillons d'eau de diverses profondeurs rapportés par l'expédition du *Challenger*. Voici comment se décomposent 100 parties de sels dissous, d'après Dittmar :

Chlorure de sodium	77,758
— de magnésium	10,878
Sulfate de magnésium	4,737
— de calcium	3,600
— de potassium	2,465
Bromure de magnésium	0,217
Carbonate de chaux	0,345 [1]

Dittmar ajoute que la proportion d'azote et d'acide carbonique contenue dans l'eau de mer reste à peu près constante avec la profondeur, mais qu'il n'en est pas de même pour l'oxygène qui diminue sensiblement. Néanmoins, parmi les très nombreux échantillons d'eau profonde qu'il a analysés au point de vue des gaz, aucun ne s'est montré complètement privé d'oxygène, fait qui a une grande importance au point de vue biologique. Thoulet [2] explique ce résultat, qui peut paraître surprenant si l'on songe que, dans les profondeurs, des oxydations continuent à se produire sans compensation, en faisant remarquer que les *argiles rouges* des grands fonds sont à leur maximum d'oxydation et que, par conséquent, elles ne peuvent plus fixer d'oxygène. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce qu'une faible quantité de ce gaz reste en dissolution. Ajoutons enfin que, suivant Schmelek, la composition des eaux profondes n'est pas constante et que les proportions de chaux, de magnésie, d'acide sulfurique et de chlore, y varient d'une manière plus ou moins sensible.

Les eaux terrestres ou douces, de source, de rivière, de lac, etc., ont une minéralisation beaucoup moins forte. Elles renferment, en général, de 250 à 1 000 et 1 200 milligrammes de matières minérales par litre, parmi lesquels dominent, en raison de la composition pétrographique la plus répandue du sous-sol, le carbonate et le sulfate de chaux, la silice et le chlorure de sodium. Viennent ensuite, en proportions moindres, les carbonates de magnésie et de soude, les sulfates de

1. Dittmar, *Recherches sur la composition de l'eau de l'Océan* (expédition du *Challenger*, *Physique et Chimie*, t. Ier).
2. *Les eaux abyssales* (*Revue générale des sciences*, 1890, p. 502).

soude, de magnésie et de potasse, l'alumine, divers oxydes de fer, des nitrates de potasse, de soude, de magnésie, etc. La présence et la proportion de ces sels dépendent évidemment de la nature minéralogique des terrains traversés par la nappe d'eau souterraine, ce qui fait que les eaux de source surtout peuvent renfermer un très grand nombre de principes minéraux, associés en combinaisons très complexes, sur lesquelles l'analyse hydrotimétrique ne nous renseigne qu'imparfaitement.

Les matériaux entraînés sont fort nombreux. Tous, du reste, n'arrivent pas à la surface et ne continuent pas à participer au milieu liquide biologique. Un certain nombre se déposent dans les canaux de communication où ils constituent des *gîtes minéraux* plus ou moins importants. Credner a dressé la liste des principales substances que l'on rencontre dans les sources; elles proviennent toutes des roches encaissantes. Ce sont : soude, potasse, lithine, chaux, magnésie, strontiane, baryte, alumine, oxydule de fer, oxydule de manganèse, oxyde de zinc, oxyde de cuivre; — étain, plomb, argent, antimoine, arsenic, nickel, cobalt, vraisemblablement aussi à l'état d'oxydes; — acides carbonique, sulfurique, nitrique, phosphorique, borique, sulfhydrique, silicique : — chlore, brome, fluor, iode, soufre [1]. Or, ces substances sont toutes actives, c'est-à-dire entrent en réaction avec la matière vivante. Comment? C'est ce qu'il nous faut maintenant examiner.

2° Phénomènes chimiotactiques.

On désigne sous le nom de *chimiotaxie* ou de *phénomènes chimiotactiques* les actions exercées par les matières dissoutes sur le protoplasma. Mais il importe de distinguer les *tactismes* des *tropismes*, quoique, en réalité, comme l'ont montré Wortmann et Godlewski, tous les tropismes puissent se ramener à des tactismes. Nous dirons donc, avec Y. Delage, que l'on rap-

1. Cf. Credner, *Géologie*, traduction française, p. 153.

porte aux tropismes les faits d'accroissement dans une direction donnée, et aux tactismes ceux de déplacement, de translation de cellules libres.

C'est Pfeffer[1] qui a étudié les phénomènes chimiotactiques avec le plus de rigueur et de précision. Pour cela, il a immergé des solutions de concentration connues, renfermées dans des tubes capillaires bouchés à une de leurs extrémités, dans le liquide où se trouvent les plastides. Ce dispositif a le grand avantage d'isoler, pour ainsi dire, l'action de la substance en expérience et, par conséquent, de la rendre plus visible et indépendante des autres influences. En effet, si la substance en expérience était uniformément répandue et distribuée dans le liquide ambiant, elle pourrait avoir une action sur la matière vivante, par exemple sur la nature et l'intensité du mouvement, sans que cette action soit nettement appréciable. Si, au contraire, cette substance est inégalement distribuée, elle agira encore sur la nature et l'intensité du mouvement, mais aussi sur sa direction, de telle sorte que l'on pourra juger en même temps si cette action est positive ou négative. Or, avec le dispositif de Pfeffer, la diffusion de la matière en expérience ne peut se produire qu'à l'extrémité du tube capillaire A, et si l'on admet, pour la simplification de l'explication, que ce tube soit extrêmement fin, les zones d'égale teneur en substance expérimentée seront des sphères concentriques ayant toutes pour centre l'ouverture du tube capillaire, et la teneur de la sphère en substance expérimentée sera d'autant plus faible que le rayon sera plus grand. C'est ce que montre schématiquement la figure 3.

Supposons maintenant un plastide P, plongé dans le liquide qui contient la matière en expérience. La teneur de cette substance en liquide est plus forte en *a* qu'en *b*, qui correspondent respectivement aux sphères concentriques O‴ et O‴″, la teneur allant en diminuant de O à O‴″. Il en résulte que toutes

1. Cf. *Locomotorische Richtungs bewegungen durch Chemische Reize* (Leipzig, 1881-1885).— *Ueber chemiotaktische bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocinen* (1886-1888).

les différences de réaction de la substance et du plastide, entre les points *a* et les points *b*, seront de même sens, et que par conséquent la résultante de toutes ces réactions sera dirigée suivant A*b*, et quelle que soit la différence entre A*a* et A*b*. Si donc la substance en expérience attire le plastide, le plastide manifeste une tendance à passer du milieu de moindre teneur au milieu de teneur plus forte et il se rapproche de A, ce qui met en évidence l'influence de la substance en expérience sur le mouvement et sur la direction du mouvement [1].

C'est ainsi que, grâce aux expériences de Pfeffer sur les bac-

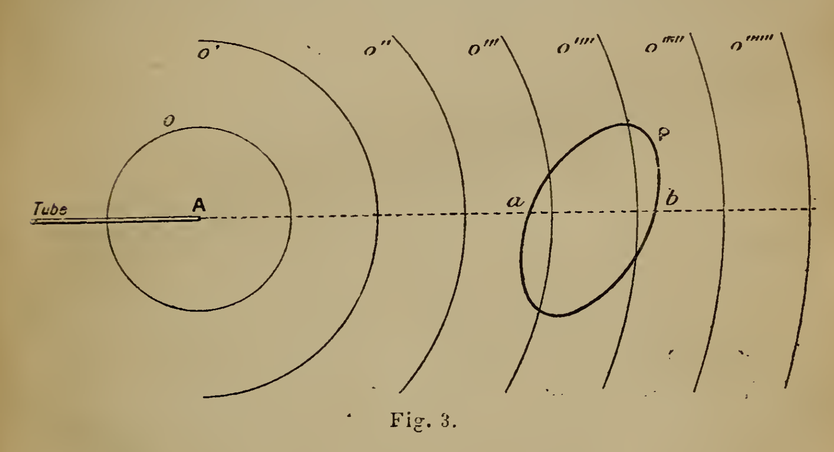


Fig. 3.

téries, les flagellés, les anthérozoïdes de cryptogames, etc., on a pu prouver que ces phénomènes sont d'ordre purement chimique. D'ailleurs, chaque substance impressionne différemment les diverses espèces d'organismes élémentaires ; les unes les attirent (chimiotaxie positive), les autres les repoussent (chimiotaxie négative), d'autres, enfin, sont complètement indifférentes, et comme le dit très bien Le Dantec, le fait que chaque plastide réagit à sa façon vis-à-vis d'une solution déterminée prouve que la matière vivante n'est pas *une* et que ces différences de réaction chimiotactique traduisent pour nous des différences de constitution qui seraient autrement inappréciables.

1. Le Dantec, *la Matière vivante*, p. 51-54.

On peut dire, d'une manière générale, que les substances nutritives sont positivement chimiotropiques et les substances nuisibles négativement chimiotropiques ; mais cela n'est pas absolu. Certaines bactéries, par exemple, ne sont pas attirées par la glycérine dont elles peuvent se nourrir ; d'autres sont, au contraire, vigoureusement attirées par des matières qui leur sont toxiques. On ne saurait donc attribuer les phénomènes chimiotactiques à une force interne, mais bien à une action chimique extérieure, quoiqu'il semble que « les plastides *recherchent* les substances qui leur sont utiles et *fuient* celles qui leur sont nuisibles ». Mais le fait que, actuellement, les plastides sont de préférence attirés par les substances nutritives et repoussées par les substances toxiques, n'a aucune signification téléologique ; il est le simple résultat d'une sélection rigoureuse. « Supposons, dit Le Dantec [1], dans un liquide non homogène, dans lequel existe plusieurs centres de diffusion de substances différentes, diverses espèces de plastides ; au bout de quelque temps, toutes celles qui sont positivement chimiotropiques pour les substances nuisibles auront disparu ; un peu plus tard, celles qui ne sont pas positivement chimiotropiques pour les substances utiles auront également disparu, et il ne restera plus, dans notre liquide, que les espèces qui seront à la fois positivement chimiotropiques pour les substances utiles et négativement chimiotropiques pour les substances nuisibles. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que toutes les espèces de plastides, que nous observons aujourd'hui dans les eaux douces et les eaux salées, soient négativement chimiotropiques pour les substances qui leur sont nuisibles et qui ont pu se trouver normalement, un jour ou l'autre, en un point du milieu où elles ont vécu. Mais si nous expérimentons une substance nouvelle, complexe, que ces êtres n'ont jamais eu occasion de rencontrer au cours de l'existence de leur espèce, nous ne devons pas nous étonner qu'ils soient positivement chimiotropiques pour une substance qui leur est

1. *Op. cit.*, p. 57-58.

nuisible; nous pouvons seulement affirmer que, si cette substance s'était rencontrée souvent dans le milieu où l'espèce en question a vécu, cette espèce ne serait pas arrivée jusqu'à nous. »

Les expériences de J. Massart[1] ont montré d'autre part que l'on peut adapter à des solutions salines concentrées les organismes élémentaires qui, au début, étaient extrêmement sensibles à des solutions beaucoup moins concentrées. Cette adaptation est facilement explicable, car les réactions qui se produisent sont subordonnées à la nature même du plastide, pour lequel la substance en expérience ne manifeste de propriétés actives que parce que cette substance n'entre pas dans sa constitution, ne répond pas à son propre mode vibratoire; mais si le plastide vient à se saturer petit à petit de cette substance, il n'y a plus lieu à aucune réaction entre lui et la solution. On dit alors que le plastide est *adapté*. Mais s'il est adapté, c'est que la matière chimique est entrée dans la constitution de sa molécule, puisque c'est là, comme nous l'avons vu, la condition pour qu'il n'y ait plus de réaction entre le protoplasma et les éléments du milieu ambiant. Or, cette adaptation comporte nécessairement une modification chimique dans la composition de la matière vivante, l'entrée dans son complexus d'un facteur nouveau. Il est donc naturel de penser que la suppression de ce facteur entraîne la destruction de l'équilibre moléculaire du protoplasma. C'est là, en effet, ce qu'a vérifié Hafkine[2], en montrant que des espèces adaptées à une concentration saline déterminée sont tuées quand on les transporte brusquement dans une solution de concentration différente. Toutes ces expériences indiquent, avec une grande précision, ce qu'est en définitive l'adaptation chimique et, conséquemment, à quoi répondent la non-adaptation et la mort qui s'ensuit.

1. *Sensibilité et Adaptation des organismes à la concentration des solutions salines* (*Archives de biologie*, IX, 1889).

2. *Recherches sur l'adaptation au milieu chez les infusoires et les bactéries* (*Annales de l'Institut Pasteur*, 1890).

Dans tout ce qui précède, il n'a été question que des organismes élémentaires, des plastides ; mais les causes qui déterminent les réactions subsistent encore nécessairement quand les plastides sont associés en colonies, en organismes pluricellulaires. Seulement les actions chimiotactiques se compliquent et l'organisme ne semble plus leur obéir que médiatement, parce que, au chimiotropisme individuel de protoplasmas particuliers, succède, en vertu de la solidarité des parties plus ou moins intimement et complètement assurée par des appareils différenciés, comme le système nerveux, la réaction d'autres protoplasmas qui traduisent différemment les impressions reçues. Il importe donc au plus haut point de ne pas confondre les phénomènes cellulaires avec les phénomènes d'ensemble. C'est ainsi que, par exemple, « dans un être pourvu d'un système nerveux complet, la lumière impressionnera certaines cellules superficielles. En chacune de ces cellules, il pourra se passer des phénomènes phototactiques comparables à ceux des plastides isolés, et chacun de ces phénomènes intra-cellulaires, considéré isolément, sera en relation immédiate avec la direction de la radiation lumineuse. Mais la direction du mouvement général du corps n'a aucun rapport direct avec celle du mouvement individuel de chacun de ses plastides. Le mouvement produit dans les cellules superficielles par l'action de la lumière transmettra une excitation spéciale aux cellules nerveuses centrales, d'où, par suite de phénomènes d'une très grande complexité, partira une nouvelle excitation déterminant l'activité de certains muscles... La direction générale du corps provenant du mouvement des muscles n'aura qu'un rapport infiniment éloigné avec celle de la radiation, qui a primitivement impressionné des cellules superficielles spéciales. Si, par aventure, nous constatons que, dans certains cas, le mouvement a lieu dans la direction de la lumière, il serait absurde de voir dans ce phénomène une réaction immédiate de même ordre que celle des plastides[1]. »

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 45-46.

Cette importante restriction faite, il n'en est pas moins vrai que les influences chimiotactiques expliquent un grand nombre de phénomènes biologiques que l'on avait pu jusqu'ici attribuer, avec quelque vraisemblance, à des manifestations du prétendu principe vital et qui ne sont, en définitive, que le résultat des conditions chimiques du milieu ambiant. C'est ainsi que, suivant Strasbürger, les mouvements des chromosomes, dans la caryokinèse, résultent d'une action chimiotactique procédant des sphères attractives. C'est aussi à une action chimiotactique qu'on doit attribuer la marche du spermatozoïde vers l'œuf à féconder et les propriétés phagocytaires des leucocytes, propriétés dont Metschnikoff a montré l'importance énorme dans la résistance des êtres à l'envahissement par les bactéries pathogènes. Massart et Bordet ont d'ailleurs prouvé l'influence chimiotactique des cultures de bactéries et de ces cultures filtrées (réduites aux toxines) sur les leucocytes des animaux supérieurs. Les phénomènes de nutrition d'un grand nombre de protozoaires dépendent, de la même façon, de propriétés chimiotactiques (Le Dantec).

Nous venons de voir que la distribution hétérogène des matières chimiques dans le milieu liquide produit une action directrice sur les mouvements de la substance vivante. Or, il faut remarquer que la plupart des substances, surtout quand il s'agit de gaz dissous, ne sont pas distribuées d'une manière rigoureusement égale dans le liquide ambiant. Il s'ensuit que cette distribution non homogène des matières possédant une action tropique ou tactique, d'ailleurs positive ou négative, peut expliquer non seulement la direction des mouvements, mais aussi leur intensité et leur forme, conditions évidemment liées au degré d'hétérogénéité du liquide ambiant. Les observations de Cohn ont été confirmées par Engelmann, qui a montré que l'oxygène exerce une action directrice très efficace sur les bactéries. Or, la matière vivante est très sensible à l'action de l'oxygène, qui agit sur tous les protoplasmas, d'une manière ou d'une autre. On peut donc supposer que c'est la distribution hétérogène et à chaque instant variable de l'oxygène dans

le milieu liquide qui détermine la plupart des mouvements, en apparence spontanés, des plastides. Cette conclusion a été vérifiée par des expériences de Verworn, qui est parvenu à arrêter les mouvements des rhizopodes dans l'eau en supprimant complètement l'oxygène du milieu, et qui a vu le mouvement reparaître aussitôt que l'oxygène est restitué [1].

Comme le dit Le Dantec [2], on peut rapprocher l'action des anesthésiques de ces influences chimiotactiques. Mais il y a ici, cependant, une différence réelle : les anesthésiques, en effet, semblent se comporter comme des toxiques, jouissant de la singulière propriété de former avec la matière vivante des combinaisons instables qui se dissocient aussitôt que la tension de l'anesthésique diminue dans le milieu ; de telle sorte que, quand la dissociation est achevée, le protoplasma se retrouve avec toutes ses propriétés actives. La combinaison devient cependant stable quand il y a excès d'anesthésique, et le protoplasma ne peut alors plus recouvrer ses propriétés essentielles et meurt définitivement. Cette combinaison, d'ailleurs, ne modifie aucunement les réactions purement chimiques de la matière vivante, dont elle ne fait que masquer (quand elle est encore dissociable) les propriétés spécifiques. C'est ainsi que, dans les organismes anesthésiés, les oxydations continuent à se produire [3].

Ajoutons, de plus, que, à l'égard des anesthésiques, comme à l'égard de toutes les matières chimiques actives, les protoplasmas manifestent, dans les mêmes conditions, des réactions différentes, ce qui prouve la multiplicité de leur constitution. Les conditions physiques agissent également sur la réceptivité aux anesthésiques : une combinaison instable et lente à l'obscurité ou à la lumière diffuse devient plus rapide, mais aussi plus stable, à la lumière directe du soleil. Nous reviendrons, du reste, sur cette action si intéressante des anesthésiques.

1. Cf. *Allgemeine Physiologie*, Iéna, 1895.
2. *Op. cit.*, p. 61.
3. Cf. Dastre, *les Anesthésiques*.

Enfin, il faut rappeler ici qu'Herbst[1] attribue à juste titre aux phénomènes chimiotactiques une grande importance dans l'ontogenèse. Pour lui, ces tactismes ne se bornent pas à déterminer l'arrangement des blastomères, ils conduisent encore constamment les éléments anatomiques et les distribue mécaniquement là où ils doivent être. Nous empruntons à Y. Delage, qui a exposé ce système avec beaucoup de soin, les explications qui suivent[2] :

« Quelques exemples vont faire comprendre la théorie de Herbst. Pendant le développement des oursins, les cellules formatrices du squelette se portent vers la surface cutanée. Pourquoi vont-elles plutôt là que sur l'intestin? Parce que sans doute elles ont un chimiotactisme positif pour l'oxygène, et cela suffit entièrement pour déterminer leur évolution. La même cause peut expliquer le mouvement qui, chez les insectes, fait sortir les blastomères des profondeurs de l'œuf et les fait marcher vers la surface et s'y disposer en blastoderme. Les cellules intestinales sont sans doute plus attirées par les éléments vitellins à dévorer que par l'oxygène, et cela rend compte de la position qu'elles prennent. N'y a-t-il pas dans la phagocytose histolytique des insectes une preuve de cette attraction ? On sait que les nerfs se forment par le prolongement cylindraxile qui, le premier, s'insinue dans les tissus, en poussant comme ferait un tube mycélien de champignon. C'est plus tard seulement que les cellules mésodermiques viennent se grouper autour d'eux et former leur gaine de Schwann. Ces cellules sont attirées évidemment par une force particulière émanant des cylindres-axes et due à leur constitution chimique, que l'on pourrait appeler *neurotactisme*. De même sont attirés et fixés les éléments qui forment la gaine des vaisseaux autour des colonnes sanguines limitées par leur endothélium, de même le périmysium autour du muscle, etc. Dans les pla-

1. Herbst, *Uber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese* (*Biol. Centralbl.*, XIV, 1894).
2. Y. Delage, *op. cit.*, p. 338, note.

naires, les cellules mésodermiques se transforment en cellules glandulaires, dont les unes viennent s'ouvrir à la surface, d'autres dans le pharynx, d'autres dans les voies génitales. C'est encore une attraction semblable qui les dirige où elles doivent aller. »

Tout ce que nous venons de dire indique l'importance des phénomènes chimiotactiques dans les manifestations de la matière vivante. Presque tous les mouvements des protoplasmas, bien qu'ils semblent spontanés, peuvent en particulier leur être attribués, et c'est là une découverte capitale pour la physiologie générale, car elle montre avec évidence le déterminisme rigoureux des phénomènes vitaux en apparence les plus délicats. Nous verrons cependant plus tard que les actions chimiotactiques ne sont pas seules à agir, et que c'est surtout à la multiplicité des influences intervenant qu'il faut attribuer la complexité de réactions des protoplasmas vivants.

3° Circulation physiologique de l'eau.

L'eau accomplit dans les organismes une véritable circulation, en ce sens qu'elle est constamment puisée dans le milieu ambiant et constamment rejetée dans ce même milieu. C'est pourquoi Hoppe-Seyler a pu dire que les organismes vivent dans l'eau courante. Cette circulation existe d'ailleurs, avec une intensité presque égale, chez les êtres aériens et les êtres aquatiques.

Elle comporte trois sortes de phénomènes : les phénomènes d'absorption, par lesquels l'eau pénètre dans l'organisme ; les phénomènes de la circulation, et enfin les phénomènes d'élimination par lesquels elle sort de l'organisme qu'elle a parcouru. Nous ne nous occuperons ici que des premiers et des derniers, attendu que, dans la circulation proprement dite, le milieu liquide revêt un caractère essentiel qui change son importance : celui de milieu nutritif. C'est à propos des phénomènes intimes de la nutrition que nous étudierons l'eau circulante sous forme de sève, de sang ou de lymphe.

A. *Absorption et élimination de l'eau chez les plantes.*— L'absorption de l'eau se fait à peu près uniquement par les racines et surtout par les poils radicaux (poils absorbants), et par conséquent dans le sol. En dehors même des plantes aquatiques, les feuilles peuvent quelquefois absorber l'eau directement, mais c'est là une exception, et ce phénomène est tout à fait négligeable en comparaison de l'absorption par les racines. Mais comment l'eau pénètre-t-elle dans la racine ?

On a d'abord attribué, et Sachs notamment, ce phénomène de l'absorption et de l'ascension de l'eau dans les plantes à la capillarité. Toutefois, cette capillarité ne peut toujours expliquer l'ascension de l'eau, attendu que les canaux des végétaux ont un diamètre d'environ 1/20e à 1/50e de millimètre, et que, d'autre part, il existe des arbres très élevés (25 à 30 mètres), au sommet desquels l'eau arrive néanmoins. Or, comme le prouve l'expérience, l'ascension de l'eau, dans un tube d'un rayon de 1 millième de millimètre, ne dépasse pas une hauteur de $14^{m},80$.

De plus, la capillarité n'explique pas les *pleurs* des végétaux. Ce phénomène des pleurs a été signalé dans la vigne, dès 1725, par Hales, qui, à l'aide d'un tube vertical, a vu ainsi l'eau monter jusqu'à 7 mètres de hauteur. Neubauer a montré que cette ascension arrive à développer une pression de 112 centimètres de mercure, et il a recueilli de la sorte près de 1 litre de sève. Or, ce phénomène ne peut s'expliquer par la capillarité, attendu que, dans les tubes capillaires, l'eau ne s'écoule jamais. On a alors cherché à faire intervenir le vide. En effet, l'évaporation de l'eau qui se produit, comme nous le verrons, au sommet des plantes, amène une sorte d'aspiration. Les expériences de Van Hœhmel et de Hartig ont montré, du reste, que, dans la partie supérieure de la plante, la pression intérieure est toujours inférieure à la pression atmosphérique. Bœhm a même prouvé que cette pression peut ne pas dépasser 10 centimètres de mercure. Mais tout cela n'explique pas comment l'eau peut s'élever, dans les grands arbres, à plus de 10 mètres.

Godlewski a alors invoqué l'osmose. Pfeffer a en effet mon-

tré, en expérimentant sur des membranes semi-perméables, que la pression osmotique peut, dans ces conditions, atteindre 6 ou 7 atmosphères. Il a prouvé, en outre, que cette pression osmotique est proportionnelle à la concentration du liquide et à la température absolue (0 absolu = — 273° C.), et, par conséquent, qu'elle augmente avec la température. Donders et Hamburger ont, d'autre part, vérifié que l'augmentation de la pression osmotique due à la température est indépendante de la nature du corps dissous, et, enfin, Tammann a prouvé que, pour une dissolution quelconque, la pression osmotique ne dépend, toutes choses égales d'ailleurs, que du nombre de molécules dissoutes. Puisque la pression osmotique est proportionnelle à la température absolue et à la concentration de la solution, Van't Hoff en a conclu que cette pression se comporte exactement comme si elle était exercée par un gaz.

Or, le protoplasma forme contre les parois des cellules végétales une membrane possédant précisément les propriétés des membranes semi-perméables. Les cellules doivent donc présenter des phénomènes osmotiques. C'est là ce qu'ont vérifié les expériences de H. de Vries sur la *plasmolyse*. On a conclu, de ces expériences, que la turgescence des cellules est due à la pression osmotique, et que cette pression osmotique peut expliquer les phénomènes de l'absorption et de l'ascension de l'eau dans les plantes. En effet, la concentration des sucs végétaux augmentant à mesure qu'on s'éloigne de la racine, les échanges d'eau se font par osmose de la cellule où le suc est le moins concentré à celle où il l'est le plus, de telle sorte que la pression est d'autant plus forte qu'on se rapproche davantage du sommet de la plante.

Toutefois, on peut objecter que les phénomènes d'osmose sont relativement lents, alors que ceux de l'ascension de l'eau sont très rapides dans les végétaux. Godlewski a répondu à cette objection que le protoplasma est tantôt semi-perméable, et tantôt, quand il se rétracte, perméable; mais la démonstration de ce changement de propriété n'a pas encore été faite.

Vesque, qui s'est beaucoup occupé de cette question, admet

la théorie mixte de la capillarité et de l'osmose, et il semble que ce soit là l'opinion la plus acceptable pour le moment. Vesque, en effet, a prouvé que l'ascension de l'eau dans un rameau peut encore se produire et se produit réellement, alors que, par une ébullition de cinq minutes dans l'eau, on a détruit le protoplasma des cellules végétales. L'ascension de l'eau dans les plantes n'est donc pas due exclusivement aux propriétés du protoplasma vivant.

En vertu même de cette ascension, l'eau finit par arriver à l'extrémité des rameaux, aux feuilles. Ces feuilles étant des organes minces qui présentent une grande surface par rapport à leur volume, l'eau va nécessairement s'y évaporer : c'est le phénomène de la *transpiration*.

La transpiration est un phénomène purement physique. On croyait, autrefois, qu'elle est un phénomène physiologique, parce que les plantes transpirent même dans les milieux presque complètement saturés, et que, de plus, toutes les feuilles d'une même plante n'évaporent pas également, les feuilles jeunes transpirant plus que les vieilles. Ces différences étaient attribuées à un affaiblissement de l'activité vitale ; elles tiennent en réalité à ce que des matières minérales se sont déposées dans les canaux des vieilles feuilles et les obstruent partiellement. De même, les plantes annuelles transpirent plus que les plantes à feuilles persistantes, parce que leurs canaux sont plus volumineux.

Voyons maintenant quelles sont les conditions qui agissent sur la transpiration.

La température favorise la transpiration, et son action s'exerce même au-dessous de zéro, quoique la transpiration s'affaiblisse de plus en plus à mesure qu'on s'en éloigne. C'est ce que montrent les expériences de Burgerstein, qui indiquent l'eau évaporée, en une heure, par 100 grammes de rameaux d'if :

+ 17° C.	1g,491
+ 1°	0 ,665
— 5°	0 ,131
— 10°	0 ,019

Toutefois, l'intensité de la transpiration n'augmente que jusqu'à ce que la température atteigne une certaine limite, au-dessus de laquelle des troubles se manifestent dans les échanges gazeux. Cette température est de +45° C. pour le lierre.

D'une manière générale, l'intensité de la transpiration varie en raison inverse de l'état hygrométrique de l'atmosphère ambiante, et est, en conséquence, beaucoup plus grande dans l'air sec que dans l'air humide. En outre, Wiesner a montré, en employant la méthode des pesées, que les plantes n'évaporent pas dans une atmosphère obscure et à saturation, mais qu'elles évaporent dans l'obscurité quand il n'y a pas saturation. Aussi les plantes évaporent-elles beaucoup plus dans les pays chauds que sous nos climats. Marcano a même constaté, au Vénézuéla, que les plantes tropicales évaporent autant la nuit que le jour. Il faut, toutefois, remarquer que ce ne sont pas les plantes les plus aqueuses qui évaporent la plus grande quantité d'eau. Du reste, une transpiration trop active nuit à l'assimilation du carbone. D'autre part, dans l'air très humide, l'eau circule peu dans les tissus, puisque l'appel par la vaporisation ne se fait pas ; il en résulte que la plante peut souffrir du déficit des matières minérales que l'eau circulante lui apporte.

Quand la transpiration est arrêtée par la saturation de l'atmosphère, elle est remplacée par la *sudation*. L'excès d'eau contenue dans la plante, ne pouvant s'échapper sous forme de vapeur, s'accumule dans les massifs aquifères et s'échappe, sous forme liquide, par les stomates correspondants[1].

L'agitation de l'air, en déplaçant la vapeur d'eau éliminée, peut aussi activer la transpiration ; il en est de même de l'état de la surface foliaire. Une feuille dont l'épiderme est faiblement cutinisé transpire plus qu'une feuille dont la cuticule est épaisse et imprégnée de matières minérales et cireuses.

La luminosité joue un rôle considérable dans la transpiration. Guettard avait déjà remarqué que la transpiration est

1. Daguillon, *op. cit.*, p. 357.

plus active à la lumière que dans l'obscurité. Dehérain a fait, à cet égard, des expériences dont voici le résultat. Les chiffres suivants donnent la quantité d'eau évaporée, en une heure, par 100 grammes de feuilles.

	BLÉ.	BLÉ.	ORGE.
Au soleil	88g,2	70g,3	74g,2
A la lumière diffuse	17 ,7	6 ,0	18 ,0
A l'obscurité	1 ,1	0 ,7	2 ,3

Haberlandt, dans trois expériences différentes (*a*, *b*, *c* du tableau suivant), a pu déterminer la perte de poids, par évaporation, pour 100 centimètres carrés de feuilles, à des heures diverses de la journée et en tenant compte de l'état du ciel.

HEURES de la JOURNÉE.	PERTE DE POIDS POUR 100 CENTIMÈTRES CARRÉS			ÉTAT du CIEL.
	a.	*b*.	*c*.	
6 heures du matin . ..	0,82	0,60	0,75	Clair.
10 — —	0,58	0,44	0,50	Nuageux.
2 — du soir	1.08	0,63	0,98	Clair.
6 — —	1,08	0,71	0,94	Clair.
10 — —	0,52	C,57	0,42	Clair.

De ces chiffres et d'un grand nombre d'autres observations, on peut tirerle diagramme suivant (fig. 4) qui donne la courbe des variations diurnes de la transpiration, et dans laquelle les abscisses sont proportionnelles aux temps, et les ordonnées aux quantités d'eau transpirée.

L'influence de la lumière sur la transpiration se produit aussi chez les végétaux et les organes dépourvus de chlorophylle (champignons, plantes étiolées), mais elle est beaucoup

plus marquée chez les plantes vertes. C'est ainsi que, dans un même temps, un plant de blé étiolé ne transpire que $2^{cc},5$, alors que le plant de blé vert en transpire plus de 100. D'autre part, les expériences de Draper, puis celles de Dehérain et de Wiesner, ont montré que chaque radiation lumineuse exerce une action particulière sur la transpiration des plantes vertes, et que cette influence dépend essentiellement de la réfrangibilité de la radiation. La transpiration présente ainsi deux maxima : le premier, le plus important, dans la région du rouge orangé, le second, dans celle du bleu, et un minimum très net dans la région du vert. D'où la transpiration faible des végé-

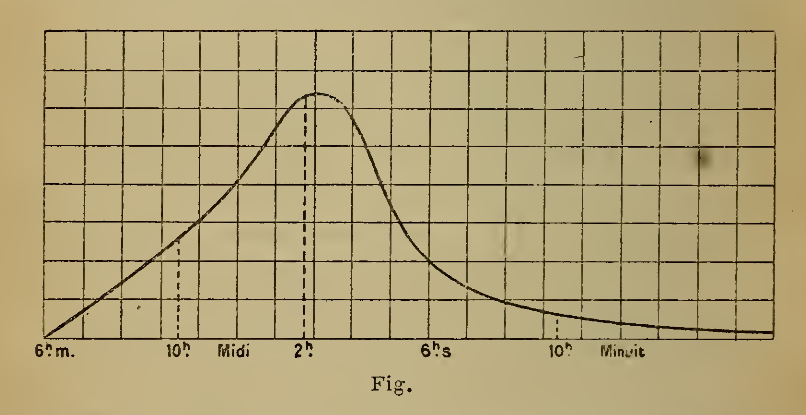


Fig.

taux qui vivent à l'abri d'ombrages verts. Or, ces deux maxima correspondent aux bandes d'absorption de la chlorophylle. Van Tieghem en a conclu que les parties vertes des plantes sont le siège d'une transpiration surnuméraire qui vient s'ajouter à la transpiration normale. La chlorophylle aurait ainsi deux fonctions distinctes : elle utiliserait une partie de la chaleur résultant de l'absorption de certaines radiations pour la décomposition de l'acide carbonique et la fixation du carbone, et le reste serait employé à une transpiration spéciale que Van Tieghem a appelée la *chlorovaporisation*.

Diverses expériences de Jumelle ont vérifié cette hypothèse. Il a reconnu que, dans le milieu le plus favorable à l'assimilation du carbone, une diminution notable de la transpiration

coïncide avec l'accroissement de l'assimilation chlorophyllienne; « il semble que la plante, placée dans des conditions essentiellement favorables à l'assimilation du carbone, concentre toute son activité sur cette fonction et y consacre, au détriment de la chlorovaporisation, la plus grande partie des radiations absorbées par la chlorophylle[1]. » D'autre part, les anesthésiques suspendent l'assimilation chlorophyllienne. Or, Jumelle a montré qu'à cet arrêt de l'assimilation correspond un accroissement notable de la transpiration. Ici encore il s'établit donc une sorte de balancement entre les deux fonctions chlorophylliennes, et la totalité des radiations absorbées, se trouvant disponible, est employée à la chlorovaporisation. Mais il faut remarquer que l'action des anesthésiques sur la chlorovaporisation et sur la transpiration normale est très différente; elle active en effet la première, tandis qu'elle ralentit la seconde, ce qui tend à distinguer physiologiquement ces deux fonctions.

Il faut enfin noter l'influence considérable de la chaleur obscure sur la transpiration, influence signalée d'abord par Wiesner. La plante vaporise beaucoup plus dans la chaleur obscure que dans la chaleur lumineuse. Pourquoi? C'est que la plante absorbe presque toute la chaleur obscure, tandis que, quand il s'agit de chaleur lumineuse, elle n'absorbe pas la partie qui correspond aux bandes d'absorption du spectre de la chlorophylle. C'est là ce que montre le tableau suivant (p. 172) emprunté à Maquenne, tableau qui donne le pouvoir absorbant de diverses plantes dans la chaleur lumineuse (lampe Bourbouze) et dans la chaleur obscure.

Si nous nous rappelons que l'on appelle *pouvoir absorbant* le rapport entre la quantité de chaleur obscure absorbée par une même surface de noir de fumée et de la matière considérée, on voit, par le tableau suivant, que les plantes vertes ont un pouvoir absorbant presque égal à celui du noir de fumée. Les différences entre les divers végétaux et entre l'endroit et l'en-

1. Cf. Daguillon, *op. cit.*, p. 359-360.

vers de leurs feuilles s'expliquent simplement par des différences de coloration. Il est probable que les résultats avec la lumière solaire donneraient des chiffres un peu plus faibles. Ajoutons que le *pouvoir émissif* étant égal au *pouvoir absorbant*, les plantes perdent la chaleur, par rayonnement, avec la même facilité qu'elles l'absorbent. C'est pourquoi le moindre écran (nuage, abri, vitrage), en arrêtant le rayonnement, évite la gelée.

	CHALEUR LUMINEUSE (LAMPE BOURBOUZE).		CHALEUR OBSCURE.
	ENDROIT.	ENVERS.	
Laurier	0,58	0,56	0,95
Lierre	0,70	0,68	0,95
Chèvrefeuille jeune	0,39	0,43	»
— adulte	0,53	0,55	»
Rhododendron	0,72	0,65	0,97
Houx	0,65	0,62	0,98
Lilas très jeune	0,41	0,41	0,98
— adulte	0,48	0,48	»
Marronnier d'Inde	0.25	0,27	0,95
Peuplier blanc	0,62	0,53	0,96
Noyer jeune	0,23	0,23	»
— adulte	0,41	0,40	»

Des chiffres précédents, on peut conclure que la quantité d'eau transpirée par les plantes est très considérable. Haberlandt et Risler ont calculé cette quantité, en kilogrammes et par hectare, pour des plantes cultivées, depuis le moment où elles sortent de terre jusqu'au moment où on les récolte. Voici les chiffres qu'ils ont obtenus :

	HABERLANDT.	RISLER.
Blé....................	1 179 920kg	2 471 000kg
Seigle...	834 890	2 210 000
Orge..........	1 236 710	»
Avoine..................	2 277 760	4 180 000

En prenant, comme moyenne, 1 500 000 kilogrammes d'eau transpirée à l'hectare par la totalité d'une récolte, on voit que cela répond à une hauteur de 15 centimètres d'eau sur la surface de l'hectare. Or, dans nos contrées, la hauteur moyenne de la tranche de pluie annuelle est de 45 à 50 centimètres. C'est donc plus du tiers d'eau qui est transpiré par les plantes, et, comme nous l'avons dit, cette transpiration est encore plus active dans les pays chauds. D'autre part, Lawes et Gilbert ont montré qu'il faut 250 à 300 kilogrammes d'eau pour avoir 1 kilogramme de matière sèche élaborée. Haberlandt, de son côté, a donné les proportions suivantes, qu'il faut doubler, au moins, pour un sol pauvre ou sans fumure :

Blé : 234 parties d'eau pour 1 de matière sèche.
Orge : 247 — 1 —

L'énorme évaporation que produisent ainsi les plantes s'explique par le développement considérable de leur surface relativement à leur volume. Ce développement de la surface ne satisfait pas seulement à l'évaporation ; il offre encore l'avantage de dissoudre une quantité d'acide carbonique très élevée, et cette dissolution, comme nous le verrons, est en étroit rapport avec la fixation du carbone, et, par conséquent, l'assimilation. Il faut donc voir dans ce développement énorme de la surface évaporante ou dissolvante un résultat de l'adaptation, absolument comme dans le développement de la chlorophylle.

Boussingault a fait quelques recherches pour arriver à apprécier la surface totale des feuilles d'une culture. Voici les résultats qu'il a obtenus par hectare, mais il est inutile d'ajouter que ces résultats sont approximatifs :

Froment	35 490	mètres carrés.
Pommes de terre	39 640	—
Betteraves	49 900	—
Topinambours	142 400	—

Ces chiffres donnent une idée de l'énergie que réclame l'élaboration des principes immédiats des plantes et de l'énorme quantité d'*eau circulante* qui est nécessaire à la végétation. C'est là encore un phénomène d'adaptation. D'après les chiffres de Lawes et Gilbert, l'eau absorbée par les plantes ne renferme pas plus de 2 millièmes de matériaux utiles. Plus il y a d'eau absorbée et éliminée, meilleures sont, en conséquence, les conditions nutritives. D'ailleurs, cette eau circulante, en s'évaporant à l'état pur, contribue à la fois au développement des tissus et à la régulation de la température; les tissus, en effet, s'enrichissent des substances non volatiles que l'eau véhicule, et le protoplasma, grâce à la chaleur absorbée par une évaporation plus ou moins intense ou ralentie, se maintient autant que possible dans les conditions de température qui lui sont précisément favorables.

B. *Absorption et élimination de l'eau chez les animaux.* — Chez tous les animaux, sauf certains animaux marins inférieurs, chez lesquels la circulation de l'eau est constante, la quantité d'eau nécessaire au fonctionnement de l'organisme est ingérée sous forme de boissons ou contenue dans les aliments. Mais la quantité d'eau, ainsi introduite, est subordonnée à l'élimination qui s'en fait par les divers émonctoires de l'économie, et cette élimination dépend, à son tour, de l'activité de l'espèce et, chez les homéothermes surtout, des écarts entre la température physiologique et la température ambiante; elle est, d'ailleurs, beaucoup moins intense que chez ces végétaux.

Tous les tissus ne contiennent pas la même proportion d'eau, comme l'indiquent les chiffres suivants empruntés à Bischoff:

Sang	83,00	pour 100.
Reins	82,68	—
Cœur	79,21	—

Poumons	78,96	pour 100.
Rate	75,77	—
Muscles	75,67	—
Cerveau	74,84	—
Intestins	74,54	—
Peau	72,03	—
Foie	68,25	—
Nerfs	58,33	—
Graisse	29,92	—
Os	22,04	—

Les tissus des jeunes animaux sont plus riches en eau que ceux des vieux, d'après Bazold, cité par Voit :

Souris embryon	87,15	pour 100.
— à la naissance	82,53	—
— de huit jours	76,78	—
— adulte	70,81	—

D'après Lawes et Gilbert, les animaux gras sont moins riches en eau que les autres :

Porc maigre	51,1	pour 100.
Porc gras	41,3	—
Mouton maigre	57,3	—
Mouton gras	43,4	—
Bœuf demi-gras	51,5	—
Bœuf gras	45,5	—

Ces différences indiquent que la quantité d'eau circulante peut varier dans de certaines limites. Néanmoins la proportion d'eau du sang est normalement assez fixe, et c'est, en définitive, le sang qui fournit le milieu liquide des tissus profonds.

Mais avant d'arriver au sang, l'eau pénètre dans l'appareil digestif, et c'est là surtout que se fait son absorption ; elle peut aussi être absorbée, mais dans de plus faibles proportions, par la peau chez les animaux inférieurs, et par les branchies chez les animaux marins. Comment se fait cette absorption ?

Dans le tube digestif, elle résulte d'échanges osmotiques qui s'accomplissent entre les matières digérées, matières aqueuses et très diffusibles d'une part, et le sang et la lymphe qui ne renferment que des matériaux peu diffusibles d'autre

part, à travers la muqueuse intestinale et les parois minces des capillaires sanguins et lymphatiques. Cette absorption de l'eau peut aussi se faire par simple filtration. On sait, en effet, que la filtration est le passage de l'eau à travers des membranes sous pression. Or, cette filtration se produit dans l'intestin en deux circonstances : quand les parois de l'intestin se contractent et exercent ainsi une pression supérieure à la normale sur son contenu, mais cette influence est toujours faible; et quand il s'établit une pression *négative* dans les villosités, comme l'a montré Brücke. En effet, lorsque les villosités se contractent, leurs vaisseaux sanguins et chylifères se vident de leur contenu. Les vaisseaux chylifères en particulier restent vides à cause des nombreuses valvules des lymphatiques qui empêchent le reflux du chyle. Dès lors, quand les chylifères se relâchent, les liquides de l'intestin, et l'eau particulièrement, susceptibles de filtrer, pénètrent dans l'intérieur de ces vaisseaux[1].

Par un phénomène inverse, les vaisseaux de l'intestin peuvent abandonner de l'eau ; mais cette quantité est normalement peu considérable à cause du faible équivalent osmotique des matières et des sels absorbés. Il n'en est pas de même si l'intestin renferme de grandes quantités de sels à équivalents endosmotiques élevés, tels que le sulfate de magnésie ou le sulfate de soude. Dans ce cas, l'exosmose de l'eau est très intense, comme l'ont montré Poiseuille et Buchheim, et il se produit de la diarrhée. C'est là l'origine de l'action des purgatifs salins. Inversement, l'injection de ces substances dans les vaisseaux entraîne un passage abondant d'eau de l'intestin dans le sang (Aubert).

Une pression moyenne de 80 à 140 centimètres d'eau, dans l'intestin, active beaucoup l'absorption en général et celle de l'eau en particulier; car alors la surface de la muqueuse est en contact par tous les points avec le contenu intestinal. Quand la pression est plus élevée, au contraire, les vaisseaux de l'intestin

1. Landois, *Traité de physiologie*, p. 348.

sont comprimés, et, par suite, l'absorption diminue d'intensité. De même l'absorption est plus rapide pendant la digestion, à cause de la dilatation des vaisseaux, et pour l'eau chaude que pour les boissons froides, d'après Rossbach, parce que ces dernières déterminent le resserrement des vaisseaux.

L'absorption cutanée existe chez nombre d'animaux nus ou inférieurs, mais ses conditions n'en sont pas bien connues. On peut cependant les rapprocher de celles que nous venons de voir se produire dans l'intestin. Chez les animaux pourvus de revêtements cutanés, l'épiderme s'imbibe et se gonfle simplement après un long séjour dans l'eau, et la peau, à cause de l'enduit sébacé qui la recouvre, ne semble rien absorber ni des sels, ni des matières solubles mises en contact avec elle. Toutefois, Juhl a montré que la peau peut absorber les solutions aqueuses qu'on pulvérise à sa surface. Cette absorption a probablement lieu par les interstices qui existent entre les cellules épidermiques.

Certains organes, tels que l'œil, les branchies surtout, absorbent l'eau, mais cette absorption est peu considérable, et, d'ailleurs, son mécanisme ne semble pas varier. Au surplus, de quelque manière qu'elle soit absorbée, l'eau tombe dans le torrent circulatoire, dans le *milieu intérieur* qu'elle contribue essentiellement à former; puis, après avoir véhiculé les matériaux nutritifs et les éléments fixateurs d'oxygène, elle est finalement éliminée en entraînant les résidus du fonctionnement.

Chez les animaux supérieurs, cette élimination se fait par quatre voies différentes : évaporation pulmonaire, sueur, urine, fécès. Rappelons, du reste, que cette eau éliminée a également une quadruple origine ; elle provient de l'eau ingérée sous forme de boissons, de l'eau normalement contenue dans les aliments solides, de l'eau qui résulte de la combustion de l'hydrogène contenu dans les graisses, les hydrates de carbone et les albuminoïdes, et enfin, mais dans des proportions infiniment moindres, de l'eau absorbée par divers organes.

Le tableau suivant donne, d'après Vierordt, la quantité d'eau éliminée, en vingt-quatre heures, par un homme adulte :

Respiration	330	grammes d'eau.
Transpiration	660	—
Urine	1 700	—
Fécès	128	—
Total	2 818	grammes d'eau.

Voici un autre tableau qui indique la quantité d'eau éliminée à l'état de repos et à l'état de travail en vingt-quatre heures :

EAU ÉLIMINÉE.	REPOS.	TRAVAIL.
Urine	1 212 gr.	1 155 gr.
Fécès	110	77
Peau et poumons	931	1 727

C'est de ces données qu'est déduite la valeur de la ration d'eau quotidienne. Mais il ne faut pas oublier qu'il s'en forme une certaine quantité dans l'organisme par la combustion de l'hydrogène. Cette quantité ainsi formée de toutes pièces est, d'après Voit, la suivante, en vingt-quatre heures :

Inanition	288	grammes.
Alimentation ordinaire	360	—
Suralimentation	468	—

Ce sont là des quantités qu'il faut défalquer de la ration quotidienne. Cette ration peut, en général, se décomposer de la façon suivante :

Eau fournie par les boissons	1 250	grammes.
— par les aliments	700	—
Eau formée dans l'organisme	360	—

Telle est la ration normale; dans la ration de travail, cette quantité est beaucoup plus variable; elle dépend, en dehors de l'eau formée dans l'organisme ou fournie par les aliments, de la sudation, de la perspiration cutanée et de l'évaporation pulmonaire. Pour des conditions ambiantes moyennes, la ration liquide empruntée uniquement aux boissons peut atteindre

et même dépasser 2000 grammes. Mais il faut remarquer qu'à cet égard l'organisme semble des plus réceptibles, car l'homme peut ingérer presque impunément des quantités énormes d'eau.

Comment se fait maintenant l'élimination de l'eau ?

Nous avons vu précédemment que l'eau est éliminée par la voie pulmonaire sous forme de vapeur; nous ne reviendrons donc pas sur ce mode d'élimination. Nous ne nous étendrons pas non plus sur l'eau des fécès, qui provient de l'eau alimentaire ou accidentellement (purgatifs, par exemple) d'une exosmose du sang vers l'intestin, mais nous allons dire quelques mots de l'élimination de l'eau par les reins et par la peau.

Ce sont les capsules de Bowmann qui seules sécrètent l'eau, la partie aqueuse de l'urine, qu'elles empruntent au sang circulant. Mais la quantité d'eau sécrétée dépend de la pression du sang dans l'artère rénale et ses ramifications. Elle est, par conséquent, soumise, comme l'a montré Ludwig, aux lois de la filtration. Ce qui prouve ici le rôle de la filtration et des glomérules dans cette sécrétion aqueuse, c'est qu'il règne, dans ces glomérules, une pression supérieure à celle qui existe dans les autres capillaires, que la surface vasculaire est, d'ailleurs, considérable, tandis que les membranes à traverser sont fort minces. D'autre part, quand la pression augmente dans l'artère rénale, la quantité de liquide sécrété augmente et inversement. Or, les glomérules sont les seules parties du rein à subir les variations de pression artérielle.

Mais, comme l'ont indiqué Bowmann et Heidenhain, la filtration n'est pas seule en jeu. Les cellules épithéliales qui tapissent le glomérule prennent une part active à la sécrétion, et l'élimination d'eau est une de leurs fonctions. Le mécanisme intime de cette fonction semble encore assez obscur, et nous y reviendrons en parlant des *sécrétions* et des *excrétions;* mais il est évident que le rôle principal est ici joué par la membrane de la cellule vivante, comme semble l'indiquer ce fait que, chez la plupart des animaux, à l'état normal, l'urine est acide, alors que le sang, d'où elle provient, donne une réaction alcaline.

En outre de l'eau, le glomérule sécrète le chlorure de so-

dium et une certaine quantité de sels. Par conséquent, en tenant compte de l'activité fonctionnelle de l'épithélium des capsules de Bowmann, la quantité d'eau éliminée dépend aussi de la rapidité de l'afflux sanguin qui apporte aux glomérules les matériaux de la sécrétion et de la proportion d'eau et de sels urinaires que renferme le sang (Heidenhain).

L'élimination de l'eau par la peau se fait, chez certains animaux, par les glandes sudoripares; elles sont fort nombreuses chez l'homme (2 ou 3 millions) et donnent naissance à la sueur, liquide très aqueux, à réaction acide, qui a une composition voisine de celle de l'urine. Cette sueur est sécrétée par les cellules du cul-de-sac des glandes sudoripares et par un mécanisme analogue à celui que nous avons signalé pour les cellules du glomérule du rein, car l'excitation nerveuse (émotion) peut provoquer une sueur abondante et, d'autre part, les *sueurs froides* montrent que la sécrétion peut se produire même quand le sang n'afflue pas.

La quantité d'eau éliminée chez l'homme et certains mammifères sous forme de sueur est considérable à l'état normal. Cette quantité augmente encore par les exercices violents, l'élévation de la température, etc. Une grande partie se perd par évaporation et est absorbée par les couches sèches de l'épithélium.

Cette humidité constante et légère rafraîchit le corps, empêche l'excès de chaleur et, par conséquent, contribue efficacement à la régulation de la température. L'évaporation pulmonaire agit dans le même sens. Cette évaporation est même seule active pour assurer cette régulation chez les animaux qui, comme le chien, n'ont que peu ou pas de glandes sudoripares et, par conséquent, ne transpirent pas. On conçoit, en effet, qu'une grande quantité de chaleur soit absorbée pour porter à 36 ou 37° C. l'eau expirée par le poumon; il en est de même de celle qui est sécrétée par la peau et qui absorbe également, pour se transformer en vapeur, une quantité de chaleur considérable. C'est là ce qui explique pourquoi l'on résiste plus facilement à la chaleur sèche qu'à la chaleur humide, qui entrave l'évaporation.

CHAPITRE VI.

LE MILIEU NUTRITIF.

Toutes les matières utiles à un titre quelconque aux organismes peuvent être considérées comme constituant, pour eux, le milieu nutritif. Mais il est préférable de restreindre cette appellation aux seules substances qui interviennent directement dans la synthèse assimilatrice des animaux et des végétaux. Nous définirons donc le milieu nutritif : l'ensemble des conditions chimiques extérieures qui permettent à la matière vivante de manifester ses propriétés fondamentales, c'est-à-dire de s'accroître et de se reproduire. On désigne communément les éléments du milieu nutritif sous le nom d'*aliments*.

La nature des aliments, et par conséquent du milieu nutritif, varie avec chaque être. Toutefois, on peut, à cet égard, établir deux grandes divisions : les êtres qui sont capables de se nourrir d'aliments purement minéraux et de réaliser, à l'aide de ces seuls aliments, la synthèse de leur protoplasma, — et ceux qui en sont incapables. Parmi ces derniers, il faut encore distinguer les organismes qui se nourrissent de matières organiques, plus ou moins décomposées, dont ils font une synthèse partielle ; ceux qui se nourrissent de protoplasma végétal, et enfin ceux qui ne peuvent utiliser que le protoplasma animal. On arrive de la sorte à une classification physiologique des êtres que résume le tableau suivant :

Milieu nutritif minéral....		Plantes à chlorophylle.
Milieu nutritif	organique	Saprophytes (champignons, certaines bactéries, etc.).
	végétal ..	Parasites végétaux. Animaux herbivores.
	animal...	Animaux carnivores.

Cette classification n'a évidemment qu'une valeur à peu près

nulle au point de vue de la toxinomie. Et cependant, comme nous le verrons plus loin, l'alimentation ayant joué un rôle dominant, ainsi que le soutient avec raison Y. Delage, sur la différenciation et l'évolution des organismes, il importe d'en tenir grand compte quand il s'agit de physiologie et de biologie générale.

Cette question du rôle du milieu nutritif comme facteur de l'ontogenèse et de la phylogenèse mise ici de côté, il nous faut étudier les conditions du milieu nutritif, telles qu'elles se présentent dans la nature. Nous examinerons donc successivement le milieu minéral, dans lequel les plantes à chlorophylle seules peuvent vivre et se développer, et, d'une manière plus générale, le milieu nutritif organique, en nous contentant d'indiquer les ressources diverses en principes alimentaires essentiels que les animaux peuvent rencontrer dans les différents milieux physiques où ils vivent. Nous ne dirons qu'un mot des milieux favorables au développement des saprophytes (champignons et bactéries), et nous passerons rapidement sur la composition des différents aliments que les animaux consomment.

1° Le milieu nutritif minéral.

Seules, les plantes à chlorophylle sont capables, comme il a été dit ci-dessus, de tirer du milieu purement minéral les éléments de leur synthèse et de leur développement. Nous avons brièvement indiqué, au chapitre des *Réactions chimiques internes*, le mécanisme de cette synthèse; nous n'avons donc pas à y revenir. Cherchons seulement où les plantes vertes puisent leurs aliments et comment elles les utilisent.

En dehors de l'oxygène et de l'eau, les aliments des plantes sont : le carbone et l'azote, empruntés (l'azote en partie, le carbone en totalité) à l'air atmosphérique, l'hydrogène emprunté à l'eau, et les matières minérales empruntées au sol ou aux dissolutions aqueuses.

Le carbone fixé par les plantes vertes provient presque uni-

quement de l'acide carbonique libre ou dissous. Toutefois, le carbone peut aussi pénétrer sous forme de carbonate par les poils radicaux; mais, par cette voie, d'ailleurs exceptionnelle, eu égard à l'importance de la fonction chlorophyllienne, c'est plutôt sous forme de glucose qu'il est absorbé. L'eau ordinaire ne dissout guère que quelques centimètres cubes de CO^2; mais les eaux de source en contiennent une proportion plus élevée et d'autant plus grande que la pression est plus forte. Certaines eaux thermales renferment même près du double de leur volume d'acide carbonique. L'eau du sol en présente aussi une quantité notable. Quant à l'eau de mer, elle en contient une proportion assez faible, mais sensiblement constante.

Dans l'air atmosphérique, l'acide carbonique est en petite quantité, 2 à 3 dix-millièmes; mais il existe toujours, bien que ses proportions puissent légèrement varier. Depuis 1881, Müntz et Aubin ont fait, à cet égard, des recherches très précises. Voici quelques chiffres qui indiquent la quantité de CO^2 pour 10 000, en France :

Paris (Conservatoire des arts et métiers).	2,88 à 4,22
Ferme de Joinville........................	2,85 à 3
Vincennes................................	2,84
Pic du Midi (2 877 mètres)................	2,86

Notons que, pour Paris, le chiffre *2,88* s'applique à la moyenne des temps de vent, et *4,22* à la moyenne des temps calmes. Les grandes villes en effet, par la respiration humaine, les usines et les cheminées, les combustions diverses, produisent de grandes quantités d'acide carbonique. Pour la ferme de Joinville, le premier chiffre, *2,85*, exprime la moyenne du jour; le second, *3*, celle de la nuit. Il est évident que cette variation provient de ce que le dégagement d'oxygène qui résulte de la fonction chlorophyllienne masque en partie la proportion réelle de CO^2.

Le tableau suivant, emprunté également aux recherches de Müntz et Aubin, donne la proportion d'acide carbonique en différents points du globe. Les chiffres fournis sont des moyennes qui résultent d'un grand nombre d'observations

faites par les membres des expéditions envoyées pour le passage de Vénus sur le soleil, en 1882-1883.

	MOYENNE.	JOUR.	NUIT.
Haïti....................	2.78	2.704	2.920
Floride....................	2.92	2.897	2.947
Martinique....................	2.80	2.735	2.856
Mexique....................	2.78	2.665	2.860
Patagonie (Vera-Cruz)......	2.66	2.664	2.670
Patagonie (Chubut)...... ..	2.95	2.790	3.120
Chili....................	2.68	2.665	2.820
Moyenne générale.....	2.78	»	»

Il ressort de ces observations que l'atmosphère de l'hémisphère nord est un peu plus riche en acide carbonique que celle de l'hémisphère sud. La moyenne du premier est, en effet, de 2,82 pour 10 000 ; celle du second, de 2,71. Cette différence est sans doute attribuable, non seulement à la plus grande étendue des mers dans l'hémisphère austral, mais encore à sa température moyenne un peu plus faible, qui permet à l'eau des mers de dissoudre davantage de CO^2.

C'est à l'aide de cette faible proportion d'acide carbonique que les plantes vivent et se développent. Or, si l'on songe que la plante verte contient, en moyenne, près de 50 pour 100 de son poids de carbone et qu'une récolte annuelle renferme en conséquence de 4000 à 5 000 kilogrammes de carbone à l'hectare, on voit quel renouvellement d'air énorme il faut à la plante et quel rôle jouent, dans la végétation, les vents et les mouvements aériens. En effet, la masse d'air qui renferme ces 5 000 kilogrammes de carbone, sous forme de 18 300 kilogrammes de CO^2, équivaut à une colonne d'air de 1 hectare de base et d'une hauteur de 2 300 mètres environ.

Mais les proportions d'acide carbonique dans le milieu aérien n'ont pas toujours été aussi faibles. C'est au moins ce que tendent à prouver les conditions atmosphériques anciennes du globe, que nous révèlent les flores de l'époque carbonifère. La

proportion d'acide carbonique devait être alors beaucoup plus considérable, et l'on est porté à en déduire que la chlorophylle est le résultat d'une adaptation de la plante à une tension de plus en plus faible d'acide carbonique.

On a fait différentes expériences pour déterminer la proportion de CO^2 la plus favorable à la végétation. Correnwinder a montré que les pois prospèrent singulièrement dans des atmosphères artificielles, riches en acide carbonique. Dehérain et Maquenne ont repris ces expériences avec plus de soin et de méthode [1]. Ils ont constaté de la sorte des résultats singuliers. C'est ainsi que, dans une atmosphère contenant 2 à 3 pour 100 de CO^2 (au lieu de 3 à 4 pour 10 000), des pieds de tabac pâlissent et se gorgent d'amidon. Maquenne attribue justement ce fait à un défaut d'adaptation, la plante n'étant pas adaptée à des tensions aussi fortes d'acide carbonique, tensions qui ont existé, et supérieures encore sans doute, à l'époque houillère où cependant la végétation prospérait. Kreusler a confirmé ces résultats en expérimentant dans une atmosphère artificielle contenant des quantités croissantes d'acide carbonique et éclairée à la lumière électrique, fort riche, comme on sait, en radiations chimiques. Voici les résultats qu'il a obtenus :

4	pour 10 000	de CO^2....	100	de	CO^2	assimilé.	
8	—	—	127	—		—	
14	—	—	185	—		—	
28	—	—	196	—		—	
140	—	—	237	—		—	
880	—	—	230	—		—	
1 760	—	—	260	—		—	(Douteux.)

Kreusler conclut de ces expériences que la proportion d'acide carbonique dans le milieu aérien ne doit pas dépasser 5 pour 100. Au delà, l'acide carbonique devient nuisible. Pur, l'assimilation ne se fait plus ou d'une manière tout à fait insensible, même au soleil. Évidemment, ce n'est pas le défaut d'oxygène qui agit dans ce cas, puisque, si l'on ajoute à l'acide carbonique

1. Dehérain, *Traité de chimie agricole.*

une quantité suffisante d'un gaz inerte, d'hydrogène par exemple, l'assimilation reprend aussitôt. Ce phénomène d'arrêt ne peut donc être attribué qu'à la tension trop forte de l'acide carbonique.

Comment cet acide carbonique est-il utilisé par les plantes? C'est ce que nous allons voir en étudiant la fonction chlorophyllienne et la chlorophylle.

C'est à l'air, comme on sait, que les plantes vertes empruntent la plus grande partie du carbone dont elles ont besoin; mais, pour cela, il faut qu'elles soient colorées et qu'elles contiennent une matière spéciale, la chlorophylle.

La chlorophylle est encore assez mal connue, car il est impossible de l'obtenir à l'état de pureté. D'ailleurs, elle n'est pas si abondante qu'elle paraît, dans les végétaux, en ce sens qu'elle y est un peu comme la matière tinctoriale des fibres des étoffes. Il n'y a pas, en effet, des *grains de chlorophylle*, comme on disait autrefois, mais seulement des *corps chlorophylliens*. Ces corps chlorophylliens ou *chloroleucites* sont des leucites, de petits corpuscules de forme définie, colorés par la chlorophylle. Tantôt, comme dans les *Spirogyra*, il n'y a qu'un seul corps chlorophyllien par cellule, mais il est de grande taille; tantôt, il y en a un grand nombre, mais de petite taille. Ce dernier cas est le plus fréquent; c'est celui des cellules de la plupart des feuilles. Tantôt, enfin, il n'y a pas de corps chlorophyllien, et la chlorophylle teint uniformément le protoplasma de la cellule, comme cela se voit dans les algues bleues. L'existence des corps chlorophylliens semble indépendante de celle de la chlorophylle, car on les retrouve dans les cellules des organes jeunes, encore soustraits à l'action de la lumière. Ces corps sont alors incolores. Ils s'accroissent et se multiplient par bipartitions successives. Lorsque la plante est exposée à la lumière, ces corpuscules, plus ou moins chargés de phylloxanthine, verdissent, mais la chlorophylle qui se développe ainsi ne le fait pas au détriment de la phylloxanthine; elle se superpose simplement à ce premier pigment. Ajoutons, enfin, que les corps chlorophylliens sont remplis de petites

granulations où l'amidon se produit : c'est là ce qui a donné lieu à la *théorie des micrographes*.

La chlorophylle, qu'on n'obtient jamais pure, est très altérable et très sensible à l'oxygène et à la lumière. Par altération, elle donne cette matière jaune, peu stable, qui colore les feuilles à l'automne et que Fremy a appelé la *phylloxanthine*. En traitant les feuilles vertes par l'alcool, puis par l'éther et l'acide chlorhydrique, on obtient non seulement la phylloxanthine, mais aussi un autre produit d'altération de la chlorophylle, la *phyllocyanine*.

Parmi les dérivés de la chlorophylle, il faut citer la *chlorophyllane* (que l'on confond quelquefois avec la chlorophylle), découverte par Hoppe-Seyler et étudiée par A. Gautier. Le tableau suivant donne la composition centésimale de cette chlorophyllane.

	C	H	O	Az	CENDRES.
A. Gautier.....	73,97	9,80	10,33	4,15	1,75
Hoppe-Seyler..	74,40	9,70	9,57	5,61	1,71
Regalski.......	73,20	10,50	10,49	4,14	1,67
Id.	72,80	10,20	11,22	4,14	1,64

Gautier pense que la chlorophyllane varie de composition avec les plantes qui servent à la préparer, et Etard ne croit pas à l'individualité de la chlorophyllane, qu'il considère comme une cire végétale teintée par un peu de chlorophylle. Schunk et Marchewski ont donné au dérivé cristallisé de la chlorophylle le nom de *phyllotaonine* et la formule chimique $C^{40}H^{38}Az^{6}O^{6}(OH)$, parce que cette matière fonctionne comme un alcool; elle présente de beaux cristaux vert bleu à reflets métalliques. L'existence de l'azote dans la chlorophylle explique naturellement pourquoi, plus les plantes absorbent de matériaux azotés, plus elles sont vertes.

Le tableau suivant donne la composition centésimale des diverses matières colorantes dérivées de la chlorophylle. L'ana-

lyse de la carotine est d'Arnaud; celles de la chlorophyllane, de Gautier (1) et de Hoppe-Seyler (2); celle de la phyllotaonine est de Schunk.

	CAROTINE.	CHLOROPHYLLANE. (1)	CHLOROPHYLLANE. (2)	PHYLLO-CYANINE.	PHYLLO-TAONINE.
C............	89,1	74,00	73,4	69,2	68,5
H............	10,1	9,8	9,7	6,4	6,1
Az..........	»	4,15	5,62	9,0	12,8
O............	»	10,3	9,6	15,4	12,6
Cendres......	»	1,75	1,68	»	»

Notons ici que les cendres de chlorophyllane sont composées d'acide phosphorique et de magnésie, analogues ainsi aux cendres que donne la matière nerveuse. De même, traitée par la potasse, cette chlorophyllane donne de la glycérine. Ces propriétés la rapprochent d'une matière grasse et phosphorée, abondante dans la substance nerveuse, la *lécithine*.

La chlorophylle s'altère sous l'action simultanée de l'oxygène et de la lumière. Même chez les végétaux, quand la luminosité est très forte, on constate un commencement de décoloration. Mais les corps chlorophylliens qui pigmentent le protoplasma des cellules végétales deviennent négativement phototactiques, quand le soleil est trop vif, et gagnent alors, sous cette influence, les parties moins éclairées de la cellule. Notons ici un fait curieux en apparence et que voici : quand l'altération se produit dans la chlorophylle isolée de la plante, il y a absorption d'oxygène et dégagement d'acide carbonique; au contraire, quand la chlorophylle se trouve dans le protoplasma vivant, il y a absorption d'acide carbonique et dégagement d'oxygène. Ajoutons, enfin, que la chlorophylle possède une fluorescence rouge et un spectre d'absorption caractérisé par deux bandes obscures, l'une dans l'orangé, l'autre dans le bleu. Toutes les couleurs du spectre favorisent l'apparition de la

chlorophylle, même quand la lumière est faible. D'ailleurs, Krause a montré que, dans l'obscurité même, on peut déterminer l'apparition de la chlorophylle en mettant une plante étiolée vivante dans une atmosphère obscure contenant simplement un peu de vapeur d'alcool éthylique.

La *carotine* accompagne toujours la chlorophylle; c'est un hydrocarbure dont la formule est $C^{26}H^{38}$; elle se décolore à l'air et à la lumière, en absorbant de l'oxygène et en dégageant de l'acide carbonique. Sa quantité, dans les plantes vertes, est toujours proportionnelle à celle de la chlorophylle, c'est-à-dire que plus il y a de chlorophylle, plus il y a aussi de carotine. Enfin, elle ne possède pas de spectre d'absorption.

Ces notions acquises sur la chlorophylle et ses dérivés, examinons maintenant les conditions de la fonction chlorophyllienne, en notant qu'il n'y a que les feuilles bien vivantes qui soient capables de décomposer l'acide carbonique, car cette fonction est essentiellement physiologique et diffère profondément à cet égard de la fonction respiratoire.

La *quantité d'eau* que les plantes renferment agit puissamment sur la quantité d'acide carbonique absorbé. Et, en effet, pour être absorbé, il faut que CO^2 soit dissous dans l'eau de la plante. A mesure que cette eau diminue, la quantité de CO^2 dissous diminue également, et, par conséquent, la fixation décroît et finit par disparaître. D'ailleurs, Kreusler a observé qu'une plante partiellement desséchée et ne fixant plus que très peu de CO^2, reprend la faculté d'assimiler une grande quantité de carbone, aussitôt qu'on la remet dans l'eau.

Boussingault avait remarqué que, lorsque les deux faces des feuilles diffèrent, comme dans le *peuplier blanc*, la face supérieure décompose mieux l'acide carbonique que la face inférieure. On a reconnu aujourd'hui que les différences des faces des feuilles, au point de vue de l'absorption de CO^2, ne sont dues qu'à leur inégale coloration. Quand les deux faces des feuilles sont semblables, elles absorbent également bien l'acide carbonique; il n'y a de différence que quand les couleurs ne sont pas les mêmes. Or, la couleur de la face supérieure est tou-

jours, dans ce cas, plus foncée que celle de la face inférieure. Mais plus cette face est foncée, plus elle absorbe de rayons lumineux; il est donc facile de comprendre que la fonction chlorophyllienne qui a besoin de lumière soit ici plus active, décompose plus de CO^2 que quand la face est claire et réfléchit la plupart des rayons lumineux. C'est là ce qui explique que les faces des feuilles bicolores assimilent inégalement l'acide carbonique.

La *température* influe également sur la quantité de carbone assimilé. Cette assimilation commence un peu au-dessous de 0°C., augmente jusqu'à + 35° ou +40° C., puis diminue et cesse enfin à une température voisine de celle qui amène la destruction des tissus de la plante. Voici, à cet égard, le résultat des expériences de Kreusler.

+ 2°,3	1cc,0	CO^2 absorbé.
+ 7°,5	1 ,6	—
+ 15°,8	2 ,8	—
+ 25°,0	2 ,9	—
+ 33°,8	2 ,4	—
+ 41°,7	2 ,8	—
+ 46°,6	1 ,3	—

Les quantités de CO^2 absorbé sont toutefois trop faibles, parce que Kreusler n'a pas tenu compte de la quantité de CO^2 qui se dégage par l'effet de la respiration normale, les expériences étant faites en atmosphère confinée, et la quantité de CO^2 absorbé étant mesurée par différence entre CO^2 du début et CO^2 de la fin.

Toutes les lumières favorisent l'assimilation du carbone, pourvu qu'elles aient une intensité suffisante. Toutefois, il faut remarquer que deux spectres se superposent au spectre lumineux, l'un calorifique, qui a son maximum vers le rouge ; l'autre chimique, qui a le sien vers l'indigo. Or, le premier favorise l'émission de CO^2 ; l'autre la fonction chlorophyllienne, c'est-à-dire l'absorption de CO^2. L'effet de ces deux spectres est donc contraire. C'est ce qu'ont montré Dehérain et Maquenne, en opérant avec les lampes Drummond et Bourbouze et en

employant des écrans d'eau (athermane), de benzine et de chloroforme (diathermanes). Si donc la fonction chlorophyllienne l'emporte le jour, cela tient à ce que les feuilles sont colorées, ce qui leur permet d'utiliser l'énergie des rayons lumineux. Par conséquent, moins les feuilles seront colorées, moins de rayons lumineux elles absorberont et moins de CO^2 elles décomposeront. Inversement, plus les feuilles seront colorées, plus elles décomposeront de CO^2. Si l'on admet que la chlorophylle n'a apparu que par suite de la diminution de la tension de CO^2 dans l'atmosphère, et que cette tension continue à baisser, sous l'influence de conditions précédemment énumérées (cf. p. 22-23), on doit croire que la chlorophylle sera remplacée plus tard par une substance qui absorbera tous les rayons lumineux et que, par conséquent, les plantes finiront par paraître noires.

Les feuilles étant colorées en vert, les différentes nuances du spectre agissent-elles de la même manière ? Beaucoup d'expériences ont été faites à cet égard. Cloëz et Gratiolet reconnurent que c'est dans l'orangé que l'absorption de CO^2 est le plus intense. Dehérain a repris ces expériences par le même procédé (vase contenant une dissolution colorée); en voici le résultat :

Rouge (carmin ammoniacal)..	43^{cc},4	de CO^2	décomposé.
Jaune (chromate de potasse)..	67 ,0	—	—
Vert (chlorure de cuivre).....	10 ,4	—	—
Bleu (eau céleste)............	14 ,1	—	—

Dans ces expériences, le minimum de la décomposition de CO^2 est dans le vert, ce qui est naturel, puisque les feuilles sont vertes et n'absorbent pas, en conséquence, la lumière verte. Draper et Timiriazef, en opérant dans les couleurs mêmes du spectre, reconnurent que le maximum de l'absorption de CO^2 correspond à l'orangé et qu'à partir de ce point cette absorption diminue d'intensité d'une manière continue.

Ces résultats semblaient définitivement acquis, quand Engelmann entreprit de nouvelles expériences. Se fondant sur ce fait que les bactéries aérobies (*Bacterium termo*) se meuvent en

présence de l'oxygène et deviennent immobiles quand l'oxygène manque, il introduisit dans le microspectre projeté, sous le microscope, sur une lamelle de verre, un filament d'algue verte riche en corps chlorophylliens (*Cladophora*) et reconnut que les bactéries étaient très actives dans l'orangé, mais aussi, quoique moins, dans le bleu, tandis qu'elles restaient immobiles dans les autres couleurs. Il en conclut qu'il y a dans le spectre deux maxima de la décomposition de CO^2, l'un dans l'orangé, l'autre, moindre, dans le bleu. La figure 5 donne la courbe représentant la marche de la décomposition de CO^2 dans le spectre d'après

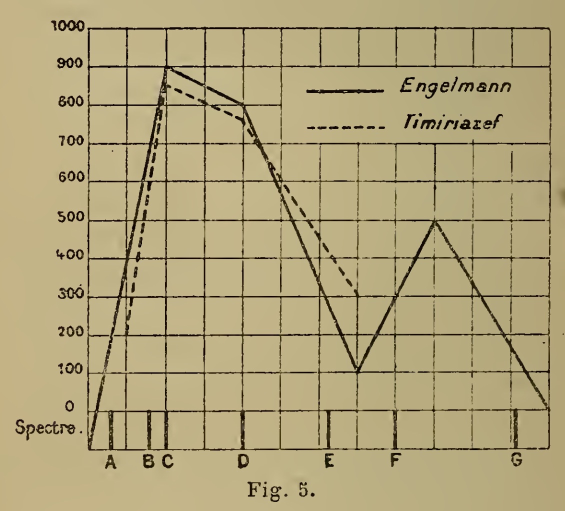


Fig. 5.

Engelmann. Nous donnons par comparaison cette même courbe d'après Timiriazef.

Les résultats obtenus par Engelmann furent contestés. Reinke et Draper soutinrent qu'il n'y a point de maximum dans le bleu. Pringsheim, bien qu'ayant opéré avec des bactéries, ne reconnut pas non plus ce maximum. Engelmann refit alors ses expériences en employant, cette fois, du sang rendu veineux par l'acide carbonique. Il plongea dans ce sang un filament d'algue verte et vit bientôt le sang s'artérialiser, dans l'orangé et le bleu, mais rester veineux partout ailleurs. Évidemment, l'hématose du sang n'avait pu être produite que par la mise en liberté d'oxygène dans l'orangé et le bleu.

Ces résultats concordent avec ce que l'on sait par ailleurs. En effet, le maximum de l'orangé répond à la bande noire du spectre d'absorption de la chlorophylle, de même que le maximum du bleu répond à la bande sombre de cette même région dans le même spectre d'absorption. Si la chlorophylle absorbe ces couleurs, c'est donc évidemment à la position dans le spectre de ces mêmes couleurs que doit répondre le maximum de décomposition de CO^2.

La partie de l'ultra-violet du spectre chimique qui agit dans la photographie est défavorable à la fonction chlorophyllienne; c'est là au moins ce qui semble résulter des expériences de Siemens et de Dehérain et Maquenne faites avec la lumière électrique, très riche, comme on sait, en rayons chimiques. Les feuilles, en effet, noircissent, et la plante ne pousse pas, malgré l'emploi du manchon de verre, qui arrête en grande partie les rayons chimiques.

Quel est le rapport entre l'acide carbonique absorbé et l'oxygène dégagé dans la fonction chlorophyllienne ? Th. de Saussure avait déjà noté que l'atmosphère ambiante ne change pas de volume, mais il croyait que la quantité d'oxygène dégagée est inférieure à celle de CO^2 fixée. Pour lui, la différence est couverte par une certaine quantité d'azote que les plantes dégagent. Cloëz et Gratiolet, qui constatèrent aussi ce dégagement d'azote, remarquèrent qu'il diminue à mesure que l'expérience avance. Il est uniquement dû, en effet, à l'azote en dissolution dans l'eau et les sucs de la plante et qui s'échappe mécaniquement; il ne joue aucun rôle dans cette fonction végétale. Boussingault arriva à des résultats plus précis et vit que 1 339 centimètres cubes de CO^2 absorbé donnent 1 323 centimètres cubes d'oxygène dégagé. La différence entre les deux volumes est donc fort petite, et, dans la pratique, on admettait généralement que la quantité d'acide carbonique absorbé est égale à celle de l'oxygène dégagé. Mais tout récemment (1894), Schlœsing fils a fait une série d'expériences très concluantes sur le rapport CO^2/O dans la fonction chlorophyllienne. Voici le résultat de ces expériences :

	LIN.	POIS.	MOUTARDE.
Poids des graines.	18mg,9	499mg,8	28mg,8
Hauteur du plant.	0m,51 à 0m,80	0m,40	0m,08, 0m,43, 0m,51
CO^2 disparu......	1 397cc	802cc	2 836cc,1
O dégagé	1 550cc,7	848cc,2	3 262cc,9
Rapport CO^2/O...	0,90	0,95	0,87

Il résulte de ces chiffres que le dégagement d'oxygène est toujours supérieur à l'absorption d'acide carbonique, contrairement à l'opinion de Boussingault, qui croyait que le rapport CO^2/O est voisin ou même très largement supérieur à l'unité. C'est là ce qui explique pourquoi la proportion d'oxygène est inférieure, dans les plantes, à celle qu'il faudrait, non seulement pour brûler le carbone et l'hydrogène, mais même pour constituer des hydrates de carbone (CH^2O).

Pour que l'acide carbonique soit décomposé, il faut qu'il pénètre au préalable dans les tissus végétaux. Barthélemy croyait que CO^2 traverse la cuticule de la face supérieure des feuilles comme les gaz traversent les membranes colloïdales. Il est beaucoup plus probable que CO^2 se dissout tout simplement dans l'eau que les plantes renferment en grande quantité. Pour le démontrer, Dehérain et Maquenne ont fait diverses expériences directes en employant la méthode du vide, et ils sont ainsi arrivés à établir le coefficient d'absorption de l'acide carbonique par l'eau des feuilles, pour la même unité de poids, 1 gramme de feuilles par exemple. Voici les chiffres qu'ils ont obtenus :

TEMPÉRATURE.	LILAS.	FUSAIN.	LAURIER.	TRÈFLE.	EAU PURE.
0°	1,70	1,73	1,74	1,81	1,80
+ 5°	1 50	1,48	1,54	1,58	1,45
+10°	1,31	1,30	1,31	1,37	1,19
+ 15°	1,17	1,15	1,16	1,20	1,00
+20°	1,01	1,00	1,01	1,07	0,90

CO^2 se dissout donc dans les sucs végétaux un peu plus seulement que dans l'eau pure, ce qui tient à la composition particulière de ces sucs. De ces chiffres, on peut tirer quelques indications curieuses. Ainsi, 10 kilogrammes de feuilles absorbent, dans l'air normal, 4 centimètres cubes de CO^2 pesant 8 milligrammes. Une récolte de 50 kilogrammes à l'hectare absorbe donc seulement 40 grammes de CO^2; cette absorption est, il est vrai, immédiate, en raison de l'énorme surface des feuilles par rapport à leur volume; de plus, cette absorption peut recommencer aussitôt si CO^2 est instantanément décomposé. Par suite, une récolte sèche de 10 000 kilogrammes, représentant 5 000 kilogrammes de carbone, correspond à $5\,000 \times 11 : 3 = 18\,300$ kilogrammes de CO^2. Il y a, dans l'air, environ 4 dix-millièmes de CO^2, soit 8kg,9 sur la surface de 1 hectare et sur 1 mètre de hauteur. Il faudra donc une colonne d'air de $18\,300 : 8 = 2\,300$ mètres de hauteur pour fournir tout l'acide carbonique qu'absorbera la récolte. Ce sont les vents qui amènent ainsi, à portée de la végétation, la quantité énorme de CO^2 dont elle a besoin. Si maintenant on veut savoir à quelle consommation d'énergie répond cette fixation de carbone, il faut se rappeler que 1 kilogramme de carbone dégage, en brûlant, 8 133 calories et que, réciproquement, 8 133 calories sont absorbées pour obtenir, de CO^2, 1 kilogramme de carbone. C'est donc, pour une récolte sèche de 5 000 kilogrammes de carbone à l'hectare $5\,000 \times 8\,133 = 40\,665\,000$ calories qui sont absorbées, ce qui correspond à 6 475 journées de cheval-vapeur. Ces chiffres nous rendent compte de l'amplitude des synthèses que, en vertu de leur adaptation spéciale, les végétaux sont capables d'accomplir.

Quel rôle joue la chlorophylle dans la décomposition de l'acide carbonique? Sachs croyait qu'elle est en quelque sorte un écran protecteur destiné à empêcher la lumière d'arriver jusqu'au protoplasma. Cette opinion est aujourd'hui abandonnée. En réalité, la chlorophylle n'est pas la cause directe de la décomposition de CO^2; elle se contente, étant fortement colorée, d'absorber l'énergie des rayons lumineux, et c'est

grâce à l'énergie ainsi emmagasinée que le protoplasma est capable de décomposer le gaz carbonique et d'élaborer ses principes immédiats. A l'état isolé, d'ailleurs, la chlorophylle s'est toujours montrée incapable de fixer l'acide carbonique.

Il résulte de ce qui précède que les êtres dépourvus de chlorophylle sont impuissants à fixer le carbone, et, par conséquent, à faire la synthèse de leurs constituants essentiels, hydrocarbonés, corps gras et albuminoïdes ; ils ne peuvent donc vivre qu'aux dépens de matières organiques préexistantes vivantes ou non. Ces êtres comprennent, ne l'oublions pas, non seulement les champignons, l'immense majorité des bactéries et les parasites, mais encore tous les animaux, depuis le protozoaire jusqu'à l'homme. Toutefois, certains parasites végétaux peuvent être verts. Dans ce cas, leur chlorophylle s'est modifiée et ne remplit plus, ainsi que le pense Bonnier, sa fonction (*Euphrasia*, *Bartsia*), ou bien ils vivent en symbiose, comme le gui, qui fournit à l'hôte, au pommier dépouillé, pendant l'hiver, de ses feuilles, des matériaux provenant de sa propre assimilation[1].

Enfin, il n'est pas rigoureusement exact de dire que les plantes incolores sont tout à fait incapables de décomposer CO^2. En réalité, les végétaux ne décomposent qu'une faible quantité de CO^2, fonction rudimentaire qui rappelle l'époque où, comme le veut Pringsheim, en raison de l'abondance des radiations lumineuses et de la tension plus élevée de l'acide carbonique, leur protoplasma était capable, par lui-même, de fixer le carbone. Les expériences de Bonnier et Mangin ont indirectement vérifié cette manière de voir. Ces auteurs ont montré, en effet, que les champignons respirent moins activement à la lumière qu'à l'obscurité. Étant donné le rôle bien connu de la lumière, on ne peut attribuer cette différence qu'à des phénomènes qui masquent le dégagement d'acide carbonique. Or, ces phénomènes ne sont autres que la décomposition de ce gaz, qui, en dégageant de l'oxygène, abaisse d'autant la quan-

1. Cf. Daguillon, *Leçons de botanique*, p. 350-352.

tité mesurée d'acide carbonique dégagé. Il faut donc reconnaître, comme le pense Maquenne, que certains végétaux inférieurs, bien qu'incolores, dépourvus de cette chlorophylle que les autres végétaux ont acquise, par sélection, sont encore capables de décomposer partiellement l'acide carbonique, mais qu'ils ne peuvent cependant en décomposer une quantité suffisante pour se nourrir.

L'oxygène et l'hydrogène dont les plantes ont besoin, sont empruntés à l'eau pour la plus grande part, peut-être aussi aux sels ammoniacaux, aux composés organiques, et, en moindres quantités, aux sels minéraux ; quant à l'oxygène, il entre, comme nous le savons, à l'état de liberté, par la respiration.

L'azote est emprunté aux éléments minéraux du sol et surtout aux nitrates, car les autres combinaisons azotées semblent devoir subir, pour être assimilées, une oxydation qui les transforme ; il est aussi emprunté à l'atmosphère, au moins par quelques végétaux, et à certaines matières organiques en décomposition, comme nous le verrons particulièrement en étudiant le milieu nutritif des saprophytes.

Les combinaisons azotées, assimilées directement par les plantes, ne sont pas très nombreuses, en ce sens que les nitrates se trouvent jouir, à peu près seuls, de cette propriété ; il faut donc que les autres combinaisons azotées se transforment en nitrates, et nous verrons plus loin comment les ferments nitrique et nitreux interviennent pour exécuter cette transformation. Toutefois, Schlœsing a montré que, en l'absence de tout ferment, l'ammoniaque et les sels ammoniacaux peuvent être directement absorbés, quoiqu'en quantités plus faibles. Ce qui explique l'heureuse influence sur la végétation de la présence dans l'atmosphère, de 3 à 4 dix-millièmes de gaz ammoniac.

D'où viennent les combinaisons azotées du sol? De l'atmosphère d'abord. On sait, en effet, que, dans un mélange d'oxygène et d'azote analogue à l'air, l'étincelle électrique amène la production de peroxyde d'azote AzO^2. Si le mélange est humide, le peroxyde d'azote se transforme en acide nitrique.

C'est pourquoi il y a de l'acide nitrique dans les pluies d'orage.

D'autre part, nous savons que les fermentations peuvent donner lieu à un dégagement d'hydrogène libre. Cet hydrogène, avec l'azote ambiant, forme de l'ammoniaque. De plus, sous l'influence de l'électricité atmosphérique et de la vapeur d'eau, il se produit directement de l'ammoniaque.

Ces diverses combinaisons azotées sont entraînées dans le sol par les eaux de pluie qui contiennent, en effet, toujours de l'acide nitrique et de l'ammoniaque. Dans nos régions, 1 mètre cube d'eau de pluie contient à peu près 3 grammes d'ammoniaque et de 30 à 40 centigrammes d'acide nitrique. Comme la hauteur de la colonne d'eau pluviale annuelle est en moyenne, pour la France, de 50 centimètres, on trouve donc, par hectare et par an, un apport d'azote d'environ 10 kilogrammes. Cet apport d'azote augmente quand il se produit beaucoup d'orages électriques. C'est ainsi qu'à Caracas on trouve 2g,23 d'acide nitrique par mètre cube d'eau de pluie, et, à la Réunion, 2g,67. Il est évident aussi que si la hauteur annuelle de la tranche de pluie augmente, l'apport d'azote croît d'autant.

En dehors de cet apport, le sol renferme naturellement l'azote en combinaison qui provient des détritus de toutes sortes, animaux et végétaux. Mais ces matières azotées sont rapidement transformées en sels ammoniacaux, dans les parties superficielles et aérées du sol, par un certain nombre de moisissures et de bactéries. Le *Bacillus mycoïdes* est un des agents les plus actifs de cette transformation. Citons aussi le *Micrococcus ureæ* qui transforme universellement l'urée excrétée par les animaux en acide carbonique et en ammoniaque.

Les composés ammoniacaux ainsi formés sont repris et oxydés par des ferments du sol, dont l'existence a été soupçonnée par Schlœsing et Müntz et que Winogradski a réussi à isoler. L'un de ces ferments, le *ferment nitreux*, bactérie de forme arrondie ou ovoïde, transforme les composés ammoniacaux en composés nitreux.

Mais l'oxydation ne s'arrête pas là. Le *ferment nitrique* reprend ces composés nitreux et les transforme en composés

nitriques. L'ensemble de ces phénomènes, par lesquels les composés ammoniacaux dérivant des matières organiques et des détritus animaux et végétaux plus complexes passent à l'état d'acide nitrique, directement assimilable par les plantes, est schématiquement exprimé par les deux équations suivantes qui indiquent le fonctionnement double, à la fois réducteur (I) et oxydant (II) des ferments du sol, d'après Hueppe et Winogradski :

I. $CO^3(AzH^4)^2 = 2AzH^3 + CH^2O + O^2$;
II. $AzH^3 + 4O = AzO^3H + H^2O$.

C'est sous cette forme de nitrates que l'azote est principalement absorbé par les plantes. Au fur et à mesure qu'ils apparaissent, comme ils sont très diffusibles, les poils radicaux les absorbent et la végétation appauvrit en conséquence constamment le sol en azote. Cette perte est compensée par la fumure naturelle ou artificielle (fumier, engrais chimique, sidération), mais cette fumure n'est jamais en quantité suffisante, au moins pour la grande majorité des sols.

En effet, d'après les expériences de Lawes et Gilbert, la récolte enlève annuellement environ 80 kilogrammes d'azote par hectare. D'autre part, les nitrates et certains composés ammoniacaux sont extrêmement solubles et se laissent, en conséquence, facilement entraîner par les eaux de drainage. La quantité d'azote ainsi enlevée annuellement au sol, par hectare, est estimée par Dehérain, à 50 kilogrammes, et à 8 seulement par Schlœsing; mais ce dernier chiffre, d'après les résultats des champs d'expérience, semble beaucoup trop faible. Enfin, une certaine quantité d'ammoniaque et d'azote gazeux se dégage aussi constamment du sol. Berthelot et André ont, en effet, montré que, dans une heure, un kilogramme de terre de Bellevue (Seine), dégage 12 à 30 millièmes de milligramme d'ammoniaque. Quelque faibles que soient ces quantités, elles finissent à la longue et pour une surface considérable, par représenter un poids important. Ce poids est estimé, par hectare et par an, à 20 kilogrammes environ. Le tableau suivant, em-

prunté à Dehérain, résume les gains et les pertes d'azote pour un hectare, par an :

PERTES D'Az.	POIDS en KILOGR.	GAIN D'Az.	POIDS en KILOGR.
Récolte...........	80	Fumure	50
Drainage..........	50	Pluies.............	10
Émanations	20	Total..........	60
Total..........	150	Différence....	90

Ainsi donc, l'hectare perd annuellement 90 kilogrammes d'azote. Est-ce à la terre même que ces 90 kilogrammes d'azote sont empruntés par la végétation? Non, car le sol est peu riche en azote. Sa teneur à cet égard ne dépasse pas 2 pour 1000, soit 2 kilogrammes d'azote par tonne de terre. Le poids d'un hectare étant estimé à 4500 tonnes, on voit que l'azote n'y représente guère que 10 000 kilogrammes, quantité relativement peu considérable qui serait épuisée par la culture, en moins d'un siècle, alors que certaines régions, les prairies naturelles notamment, fournissent spontanément, sans fumier, sans apport d'azote, des quantités énormes d'azote aux végétaux qui y poussent. Il en est de même des forêts. L'azote est donc emprunté par les plantes à un autre milieu qu'au sol et aux combinaisons azotées qu'il renferme. Il est et ne peut être emprunté qu'à l'azote libre atmosphérique.

C'est là ce que soutenait, depuis 1849, G. Ville, mais l'opinion contraire, défendue par Boussingault, avait cependant prévalu, quand les expériences de Berthelot, en France, de Hellriegel et Wilfarth, en Allemagne, donnèrent gain de cause à la théorie de G. Ville.

Les expériences de Berthelot, faites à Meudon avec des échantillons de terre très pauvres en azote et exposés à l'air libre, mais à l'abri de la pluie, amenèrent à reconnaître que,

au bout d'un certain temps, les échantillons s'étaient enrichis en azote. Pour que cet enrichissement devienne très sensible, il faut, d'après Berthelot, que la terre soit poreuse et aérée, contienne de 3 à 15 pour 100 d'eau et présente une température minimum de + 10° C. et maximum de + 40°. Ces conditions sont déjà une indication des causes de la fixation. A. Gautier et Drouin ont répété ces expériences sur des terres artificielles et sont arrivés au même résultat ; ils ont ainsi calculé qu'avec la fève des marais, la fixation d'azote est de 185 kilogrammes à l'hectare. Joulie a obtenu 500 kilogrammes avec des fèves et des pois, et Gagnoul 900 kilogrammes avec du trèfle.

Les expériences d'Hellriegel et Wilfarth ont porté sur de l'orge et des pois, en sol stérile, mais en faisant intervenir un engrais, le nitrate de chaux. Ils remarquèrent que, dans les légumineuses, les récoltes riches sont accompagnées de la production de nombreuses nodosités sur les racines (mycorhizes), tandis que, dans les récoltes pauvres, il n'y a pas de nodosités. Il leur parut donc qu'il y a une relation entre le développement de la végétation et l'apparition de ces nodosités.

C'est Bréal tout d'abord qui établit la nature de cette relation. Il montra que les nodosités sont beaucoup plus riches en azote que le reste de la racine, puisqu'elles renferment 9 pour 100 d'azote, alors que le chevelu n'en contient que 2 à 2,5. Dans ces nodosités, que Van Tieghem considérait comme des productions normales de la racine, et Prillieux comme des excroissances pathologiques et nuisibles, Hellriegel et Wilfarth furent les premiers à soupçonner une infection parasitaire due à la présence de microorganismes. Bréal alla plus loin ; il démontra péremptoirement la nature de l'infection et produisit le contage en piquant avec une aiguille, préalablement stérilisée et qui était ensuite restée en contact avec une nodosité, une racine de légumineuse où se développa aussitôt une nodosité toute pareille.

Reste à savoir quel est ce microorganisme. Dans les nodosités, on observe de minces filaments bifurqués en forme d'Y

ou de T, qui ne semblent avoir d'autres mouvements propres que le mouvement brownien. Marshall Ward et Prazmowski montrèrent que ce sont ces filaments qui déterminent le contage. Prazmowski les a nourris dans un liquide de culture contenant de l'asparagine, des matières sucrées et une infusion de feuilles de légumineuse. Nous sommes ici en présence d'un fait de *symbiose*, puisque les deux êtres, bactéroïde et légumineuse, vivent aux dépens l'un de l'autre et s'en trouvent bien, l'un fournissant l'azote et l'autre la matière sucrée. Mais ce microorganisme semble varier avec l'espèce de légumineuse, puisque le bactéroïde des nodosités des pois ne paraît avoir aucune action sur le lupin, ni celui du lupin sur les pois.

C'est à Winogradski que l'on doit la détermination des bactéries qui fixent l'azote. A l'aide d'une dissolution de glucose additionnée de sulfate d'ammoniaque, il a réussi à obtenir trois microorganismes définis, dont deux sont aérobies et le dernier anaérobie. Cette dernière espèce, toutefois, peut vivre dans l'air, à la condition d'être mélangée aux deux autres, lesquelles, sans doute, fixent assez rapidement l'oxygène pour que ce gaz ne nuise pas à la vie de l'organisme anaérobie. On peut en obtenir une culture pure par la méthode de G. Roux, sur des tranches de carotte, dans le vide. Avec ces microorganismes, même dans les cultures impures, il y a fixation d'azote, mais la quantité d'azote ainsi fixé est en rapport non seulement avec la quantité d'azote du milieu de culture, mais encore avec celle du glucose. Il faut qu'il y ait 6000 fois plus de glucose que d'azote dans le milieu nutritif, pour qu'il y ait fixation d'azote de l'air; au-dessous de ce chiffre, l'azote est uniquement emprunté au milieu de culture.

Ce microbe est un bacille assez volumineux, immobile, donnant facilement des spores qui se colorent en bleu par l'iode, comme l'amidon. Ces petits bâtonnets, visibles, en général, à un grossissement de 500 diamètres, jouissent également de la propriété de transformer le glucose en un mélange d'acide butyrique et d'acide acétique, avec dégagement d'acide car-

bonique et d'hydrogène. Il semble donc analogue au *Bacillus amylobacter*.

Les bactéroïdes des nodosités sont-ils les seuls à fixer l'azote? Y a-t-il des organismes plus élevés qui jouissent de cette propriété? Enfin, certains autres microorganismes ne sont-ils pas aussi capables d'utiliser l'azote libre? Evidemment, oui; les algues, par exemple, semblent pouvoir fixer l'azote; il en est de même de certaines plantes, comme le cresson, mais par un processus différent de celui des légumineuses, puisque le cresson ne présente pas de nodosités et que l'inoculation du bactéroïde ne le fait pas prospérer et n'augmente point la fixation d'azote. Schlœsing fils et Laurent ont reconnu, d'autre part, que certains *nostocs* fixent l'azote en proportion notable et Berthelot et Guignard, que certaines moisissures et, notamment l'*Aspergillus niger*, jouissent de la même propriété, mais à un degré un peu moindre. Enfin, tout récemment (1896), Stoklasa a montré que les algues jouent peut-être, dans la fixation de l'azote libre, un rôle plus important que les bactéroïdes des nodosités. En effet, des lupins pourvus de nodosités, mais plantés dans un sol préalablement privé d'algues par la stérilisation, ont fixé $1^{g},575$ d'azote, tandis qu'un même poids de lupins privés de nodosités, mais plantés en sol riche en algues, en a fixé $2^{g},126$. Enfin, il semble — mais ce résultat demande de nouvelles expériences — que, dans un sol absolument stérilisé, des lupins, privés de nodosités, puissent encore fixer une faible quantité ($0^{g},391$) d'azote libre. Des expériences sur le sarrasin ont conduit Stoklasa à admettre que certaines plantes non légumineuses ont le pouvoir de fixer l'azote gazeux par les algues et les bactéries du sol, et que beaucoup de phanérogames possèdent, ainsi que l'avait affirmé Frank, la faculté d'utiliser une faible quantité de ce gaz atmosphérique par leurs organes foliacés. C'est à ces diverses causes que serait dû l'excédent d'azote que présentent les récoltes.

En résumé, il est certain que les végétaux sont capables de tirer parti de l'azote libre, mais avec une intensité variable suivant les espèces. C'est ainsi que les légumineuses se déve-

loppent et prospèrent en dehors de toute combinaison azotée du sol. Les graminées, au contraire, ont besoin, pour arriver au même résultat, d'engrais azotés. En vertu des processus de la fixation de l'azote, précédemment exposés, une terre cultivée s'enrichit donc davantage qu'une terre inculte, si bien que les plantes améliorantes, comme les légumineuses, abandonnant au sol des débris riches en azote — lequel a été emprunté à l'air atmosphérique — permettent de cultiver ensuite sur ce même terrain et sans qu'il soit besoin d'engrais artificiels, des végétaux comme les céréales qui sont incapables de fixer l'azote gazeux.

Enfin, la plante trouve un grand nombre d'aliments minéraux dans le sol, si elle est terrestre, dans le milieu liquide, eau douce, eau saumâtre ou eau de mer, si elle est aquatique. Les éléments empruntés au sol sont : le phosphore, le soufre, le chlore, le silicium, le potassium, le sodium, le magnésium, le calcium, le fer, le manganèse et aussi le zinc. Les plantes marines fixent encore du brome et de l'iode, empruntés au milieu ambiant.

Mais, tandis que la mer a une composition sensiblement uniforme, comme nous l'avons vu — et on en peut presque dire autant de la plupart des eaux douces — les sols varient assez sensiblement de composition. La terre résulte, en effet, de la désagrégation de roches formées surtout de silicates multiples de chaux, d'alumine, de potasse, de soude, de fer et de manganèse ; on y trouve encore des masses de calcaire, et enfin, mais plus irrégulièrement, des phosphates, des sulfates et des chlorures. Tous ces éléments ne manquent donc pas normalement dans le sol. Mais certaines modifications sont intervenues qui ont altéré localement cette composition générale. C'est ainsi que, sous l'influence de l'acide carbonique de l'air et de l'eau, des roches ont été décomposées et des alcalis solubles entraînés. Il en est de même des sulfates, des chlorures surtout. De telle sorte que certains sols peuvent être absolument privés de ces éléments. Les sols privés d'acide phosphorique et de potasse ne sont pas rares ; on les dit *stériles*. Il peut se faire,

d'ailleurs, que ces éléments existent, avec les autres, mais qu'ils se trouvent sous une forme absolument inassimilable pour la plante. Il faut, en effet, que ces divers principes soient solubles pour être absorbés par les poils radicaux, et ce n'est pas le cas, par exemple, des silicates.

Néanmoins, des éléments que nous avons ci-dessus énumérés, un certain nombre se rencontrent toujours dans le sol, sous une forme assimilable ; ce sont : la silice, le chlore, le soufre, le fer, la soude et le manganèse. D'autres, au contraire, sont plus irrégulièrement distribués et leur absence entraîne le ralentissement ou même la disparition de la végétation; ce sont : l'acide phosphorique, la potasse, la chaux et, plus rarement, la magnésie.

Mais ce n'est pas tout ; il est encore un autre aliment, et des plus importants, que la grande majorité des plantes puise dans le sol; c'est l'azote. En dehors des légumineuses, qui empruntent, à la rigueur, la totalité de l'azote dont elles ont besoin aux bactéroïdes avec lesquels elles vivent en symbiose, et qui, par conséquent, se passent de l'azote minéral du sol, les autres plantes ne sont pas suffisamment alimentées par l'activité des microorganismes fixateurs d'azote gazeux, et elles ont besoin de trouver dans le sol un complément de nourriture azotée. Ce complément leur est normalement fourni par les détritus organiques de toutes sortes qui forment l'humus et le terreau; les combinaisons azotées de ces débris ne sont cependant, en général, assimilées par les plantes que sous forme de composés nitrés ; on peut donc substituer à ces matières organiques des nitrates qui remplissent exactement le même rôle. C'est là le principe de la théorie des *engrais chimiques*.

Dans les sols vierges, à végétation spontanée, cet azote, pas plus que l'acide phosphorique, ne manque jamais, parce que les débris des végétations antérieures restituent à la terre non seulement les matériaux chimiques divers qu'elles y ont puisés, mais encore le supplément d'azote qu'elles ont pu, suivant leur espèce ou l'abondance des microorganismes fixateurs, emprun-

ter à l'atmosphère. Mais il n'en est pas de même dans les sols cultivés où la production est intense et épuise rapidement le milieu en azote et en acide phosphorique. A cause de la surproduction et de l'enlevage des récoltes dont les débris ne retournent pas immédiatement à la terre, le sol manque aussi souvent de potasse et de chaux. Azote, acide phosphorique, potasse, chaux, et, plus rarement, magnésie, tels sont les éléments dont la teneur dans le sol importe, car tous les autres s'y trouvent en quantité suffisante.

Mais les quantités de chacune de ces matières qu'il faut fournir au sol varient nécessairement avec la composition naturelle de ce sol et la nature des cultures, et, en conséquence, les quatre termes (azote, acide phosphorique, potasse, chaux) de l'*engrais chimique complet* changent de proportions.

C'est ce que montrent les quelques indications numériques suivantes que nous empruntons à E. Roux et qui serviront à apprécier les variations du milieu nutritif des végétaux.

	AZOTE POUR 1000.	AC. PHOSPH. POUR 1000.	POTASSE POUR 1000.
Terres très pauvres..	> 0,5	0,1	»
— pauvres.......	0,5 à 1	0,1 à 0,5	»
— moyennes.....	1	0,5 à 1	1
— riches..... ...	1 à 2	1 à 2	»

Voici, d'après Joulie, les quantités d'éléments fertilisants enlevés à la terre par des récoltes définies, fixant ainsi les doses de restitution, pour le grain seulement :

A L'HECTARE.	BLÉ D'HIVER.	BLÉ DE MARS.	SEIGLE.	AVOINE.	ORGE.
Rendement (hectolitres)....	40	30	30	50	50
Azote (kilogrammes).......	57	40	32	42	54
Acide phosphorique (kilogr.)	25	22	15	18	25
Potasse (kilogrammes)	14	11	11	9	19

« Mais cette méthode de restitution n'est logique, remarque E. Roux, que s'il s'agit d'une terre possédant une bonne richesse moyenne ; elle ne contribue pas à élever peu à peu sa fertilité ; enfin, elle ne tient pas compte que les éléments contenus dans la récolte ne se sont pas toujours trouvés dans la plante, en mêmes proportions. Ainsi, le blé contient, au moment de sa floraison, deux fois autant de potasse qu'on en trouve à sa maturité. Il faut donc offrir au froment deux fois plus de potasse que n'en contient sa récolte, pour satisfaire ses exigences momentanées et amener son développement. Joulie a ainsi déterminé quelles sont les *exigences* des diverses cultures suivantes. De ces nombres, on déduira les formules d'engrais [1]. »

A L'HECTARE.	BLÉ D'HIVER.	BLÉ DE MARS.	SEIGLE.	AVOINE.	ORGE.	SARRASIN.
Rendement (hectol.).	40	30	30	50	50	30
Azote .... (kil.)	103	80	61	78	97	71
Ac. phosphorique —	36	33	27	24	35	34
Potasse .... —	115	143	48	76	99	104
Chaux .... —	30	19	46	31	30	52
Magnésie .... —	13	8	9	9	12	22

Il résulte de ce que nous venons de dire, que la composition

1. E. Roux, *les Engrais chimiques*, p. 24-25.

minéralogique du sol doit jouer un rôle important dans la distribution des flores. Beaucoup de botanistes, Baillon, Griesbach, Contejean, etc., ont, en effet, montré les relations qui existent, en dehors de l'influence climatérique, entre les végétaux d'une région et les éléments chimiques que renferme son sol. Mais cette opinion n'a pas été universellement acceptée, et l'on a invoqué d'autres causes; on a fait remarquer notamment que presque tous les sols renferment, au moins en proportions minimes, les matériaux nécessaires à la plupart des plantes. De plus, l'expérience semble prouver que la localisation des végétaux dans certains terrains déterminés n'a qu'une valeur tout à fait régionale, comme Thurnam, Alph. de Candolle et Wahlenberg l'ont montré. Contrairement à l'opinion de beaucoup de botanistes qui croient que la proportion relative de chaux et de silice surtout agit puissamment sur la distribution des végétaux, Alph. de Candolle a soutenu que la composition chimique du sol n'a d'influence que par son degré de compacité ou d'humidité. C'est là ce qui expliquerait pourquoi la digitale et le châtaignier, qui sont des végétaux *silicicoles*, et la carotte sauvage et le noyer, qui sont des végétaux *calcicoles*, peuvent se rencontrer dans d'autres terrains. « La raison de l'importance que l'on attribue d'ordinaire à la nature du terrain tient sans doute à ce que la composition chimique du sol marche assez généralement de pair avec un ensemble déterminé de propriétés physiques au point de vue de la porosité, de la perméabilité, de la capacité calorifique, du mode d'altération à l'air, de l'hygrométricité, etc. Or, ce sont ces diverses propriétés qui exercent le plus d'influence sur la végétation, parce que c'est sous leur action immédiate que s'accomplit le phénomène de l'assimilation, qui est l'acte physiologique par excellence. Si donc il arrive qu'une roche calcaire réalise, dans un pays donné, la moyenne des conditions physiques qui, dans une autre région, étaient spéciales à un sol siliceux, les plantes réputées silicicoles pourront devenir calcicoles et réciproquement. C'est pourquoi, sans méconnaître la part qui revient en propre à la nature chimique du sol, il convient de ne pas perdre

de vue qu'elle n'est qu'un des facteurs parmi tous ceux qui concourent au phénomène de la végétation[1] ».

Cette manière de voir est parfaitement juste si l'on admet que tous les sols contiennent naturellement les éléments nutritifs très divers nécessaires aux plantes. Mais ce que nous avons dit précédemment prouve qu'il est loin d'en être ainsi. Et comme le milieu nutritif aérien (CO^2) est seul constant et que les plantes ont, en outre, besoin d'un certain nombre de sels minéraux, il faut bien admettre que la composition minéralogique du sol, en tant que milieu nutritif, a une influence capitale. C'est, du reste, ce qu'a prouvé Baillon [2].

Nous devons ajouter ici une observation très importante sur la formation de la terre végétale. Le terreau, l'humus, est dû non seulement à l'action des racines des plantes et à la décomposition de leurs détritus, mais encore, surtout en ce qui regarde l'état d'homogénéité et de finesse de ses éléments, à l'intervention des vers, suivant Hensen et Ch. Darwin. Comme la terre végétale constitue pour les plantes un excellent milieu nutritif, riche particulièrement en composés azotés, il nous faut dire quelques mots de cette intervention.

Les vers de terre, qui présentent un nombre considérable d'espèces, ne mangent pas seulement les feuilles sèches et pourries : ils avalent aussi la terre pour en extraire toutes les matières d'origine végétale ou animale qu'elle peut contenir.

Leur rôle est ainsi très notable, parce qu'ils sont extrêmement nombreux. Hensen, en effet, estime qu'il y en a 133 000 par hectare et que, chaque vers pesant en moyenne 1 gramme, il passe quotidiennement un demi-gramme de terre par son tube digestif. Mais Ch. Darwin soutient que ce dernier chiffre est beaucoup trop faible et que cette quantité de terre peut, parfois, atteindre 4 onces (113^{gr},36). Du reste à Nice, King a trouvé que, en un an, le poids des déjections produites par les vers allait jusqu'à 14^{t},58 par acre, à 53 767 vers vivants par acre, soit 36 tonnes pour 1 hectare, ou 270 grammes de déjec-

1. De Lapparent, *Géologie*, troisième édition, p. 108.
2. *Flore du centre de la France*, p. 135.

tions par vers, ou, enfin, 73 centigrammes par ver et par jour. Dans certaines parties de l'Angleterre, d'après Ch. Darwin, la moyenne est de $24^t,7$ de déjections par an et par hectare. Ces chiffres peuvent donner une idée du mécanisme de la formation de la terre végétale et l'importance du rôle généralisé des vers de terre.

Ces vers vivent à la surface du sol, sur une épaisseur de 5 à 12 pouces (13 à 33 centimètres); ils pénètrent rarement plus profondément. C'est cette épaisseur du sol qu'ils triturent, qu'ils font périodiquement passer par leur corps et qu'ils ramènent à la surface. Cet ameublissement est éminemment favorable à la végétation. D'ailleurs, comme le dit Darwin, leur besogne principale est de séparer les particules plus fines des plus grosses, de mélanger le tout à des débris végétaux et de le saturer de leurs excrétions intestinales [1]. Toutefois, la composition de ces déjections n'est pas connue, au point de vue des matériaux utiles qu'elles peuvent fournir aux plantes, de telle sorte qu'il nous est impossible d'apprécier, autrement qu'au point de vue mécanique, l'influence de ces animaux inférieurs sur la végétation. Au surplus, ces relations entre les représentants des deux règnes biologiques ne sont pas rares; il suffit de mentionner ici l'utilisation par les végétaux des calcaires que les animaux élaborent dans leurs organes de protection et de soutien. Mais ce sont là des questions sur lesquelles nous reviendrons ailleurs.

2° Le milieu nutritif des saprophytes.

Les saprophytes sont, comme nous l'avons dit, des organismes végétaux qui, par suite d'une adaptation toujours plus ou moins parasitaire, ont perdu la faculté de se nourrir aux dépens de matériaux purement minéraux, comme les plantes vertes. Ce qu'il y a de remarquable, c'est que beaucoup de ces organismes réalisent la synthèse complète de leurs albumi-

1. Ch. Darwin, *Formation de la terre végétale par les vers* (*Revue scientifique*, 1882, premier semestre, p. 69).

noïdes, mais sont en revanche incapables de fixer directement le carbone, qui en est le point de départ. Or, ils ne peuvent emprunter le carbone assimilable qu'aux combinaisons organiques dans lesquelles ce carbone se trouve engagé. C'est pourquoi ils vivent de préférence parmi les débris organiques s'oxydant et se décomposant lentement à l'air ou véhiculés par le *milieu intérieur*. Leur apparition dans ce milieu a pour résultat de donner naissance à des produits nouveaux provenant de leur fonctionnement propre et qui sont souvent toxiques pour les hôtes qu'ils infectent. Beaucoup de champignons et de bactéries se trouvent dans ce cas, et c'est en grande partie aux conditions de milieu auxquelles ils se sont adaptés qu'il faut attribuer les caractères singuliers de leur biologie, caractères qui les rapprochent parfois visiblement, au point de vue nutritif, des animaux.

Ces organismes se différencient sous l'influence de variations dont les expériences, déjà anciennes, de Buchner sur le *Bacillus subtilis*, nous donnent une idée. Ces expériences ont été contestées et sont peut-être contestables; mais il n'en est pas de même de celles de J. Massart et de celles de Physalix sur le *Bacillus coli communis*, qui ont abouti à la démonstration d'un véritable transformisme expérimental. Un transformisme analogue a agi sur certains organismes végétaux élémentaires et les a peu à peu adaptés à des conditions d'alimentation toutes différentes. Parmi les organismes saprophytes ainsi transformés, il faut citer les bactéries pathogènes, qui vivent aux dépens des matières organiques et même des corps vivants, et leur empruntent non seulement des combinaisons carbonées assimilables, mais aussi des combinaisons azotées.

Le milieu nutritif qui convient à ces organismes saprophytes est extrêmement varié, et il ne peut entrer dans notre cadre de donner ici toutes les formules de milieu de culture qui expriment ces variations. Nous nous bornerons à quelques indications générales, renvoyant pour le reste aux traités de bactériologie.

Au point de vue du milieu nutritif, on peut d'abord diviser

les saprophytes en deux groupes : ceux qui n'exigent que des combinaisons carbonées organiques ; ceux qui exigent, en outre, des combinaisons azotées organiques. C'est là ce qui distingue essentiellement les saprophytes de tous les autres végétaux. Le carbone, en effet, est le seul élément qui demande, actuellement, pour entrer en synthèse, l'action simultanée des radiations lumineuses et de la chlorophylle. Une fois le glucose formé, ou entré dans l'organisme par voie d'assimilation directe, tous les degrés de la synthèse progressive des albuminoïdes peuvent s'opérer aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière, dans une cellule incolore que dans une cellule verte. La synthèse des albuminoïdes est donc accomplie par l'effet d'une quantité d'énergie que le protoplasma vivant trouve dans son propre fonctionnement [1], et, à cet égard, les saprophytes, qui n'accomplissent que partiellement cette synthèse, se rapprochent beaucoup plus de la cellule animale que de la cellule végétale.

C'est Pasteur, le premier, qui, par sa méthode synthétique, a fixé expérimentalement la composition du milieu nutritif qui convient aux saprophytes simples. Voici la composition du milieu de culture des levures et des moisissures, telle que Pasteur l'a établie ; mais ce milieu est, en général, peu favorable aux bactéries qui sont surtout saprophytes mixtes (c'est-à-dire ayant aussi besoin de combinaisons azotées organiques) :

Eau distillée......................	100	grammes.
Sucre candi......................	10	—
Carbonate d'ammoniaque........	1	—
Cendres de levure...............	1	—

Remarquons que le bactéroïde des nodosités, dont nous avons parlé ci-dessus à propos de la fixation de l'azote gazeux, est un saprophyte simple qui emprunte aux légumineuses le glucose dont il a besoin. Le microorganisme de Winogradski, bien qu'incolore, n'en est pas un au contraire, puisqu'il est capable de former directement un hydrate de carbone.

1. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 868-869.

Cohn a donné la formule d'une solution qui constitue un milieu nutritif suffisant pour le *Bacterium termo*. Voici cette formule :

Eau distillée	200	grammes.
Tartrate d'ammoniaque	20	—
Phosphate de potasse	20	—
Sulfate de magnésie	10	—
Phosphate tribasique de chaux	1	—

Mais c'est surtout Raulin qui a fixé avec précision le milieu nutritif optimum d'une moisissure, la *Sterigmatocystis nigra* (*Aspergillus niger*). Le milieu le plus favorable au développement de cette espèce comporte un renouvellement continu d'oxygène, une température de + 35° C. et un liquide de culture contenant les éléments suivants. Ce liquide porte le nom de *liquide Raulin*.

Eau distillée	1500g,0
Sucre candi	70 ,0
Acide tartrique	4 ,0
Nitrate d'ammoniaque	4 ,0
Phosphate d'ammoniaque	0 ,6
Carbonate de potasse	0 ,6
Carbonate de magnésie	0 ,4
Sulfate d'ammoniaque	0 ,25
Sulfate de fer	0 ,07
Sulfate de zinc	0 ,07
Silicate de potasse	0 ,07
Carbonate de manganèse	0 ,07

L'addition de ces divers sels minéraux remplace les cendres de levure que Pasteur ajoutait à son bouillon de culture ; quant à l'acide tartrique, il a surtout pour but de communiquer au milieu nutritif une acidité nécessaire au développement de la moisissure et défavorable, au contraire, au développement des bactéries.

En supprimant successivement chacun des éléments de ce milieu nutritif, Raulin a reconnu que les conditions de l'alimentation des saprophytes sont (abstraction faite de la présence de combinaisons carbonées organiques) un peu différentes, au

point de vue purement minéral, de celles des végétaux verts. C'est ainsi que les chlorures et la chaux, indispensables aux plantes de grande culture, ne sont plus du tout nécessaires aux moisissures et, en général, aux saprophytes ; en revanche, deux nouveaux éléments, le zinc et le manganèse, qui ne semblent jouer aucun rôle dans la végétation des plantes vertes, deviennent nécessaires pour assurer le développement complet du saprophyte. Ces constatations rigoureuses indiquent l'extrême sensibilité des organismes aux actions chimiques des milieux ambiants, sensibilité dont nous avons déjà fourni de nombreuses preuves et qui explique d'ailleurs l'exacte adaptation de chacun de ces organismes à un milieu défini.

Voici, enfin, une formule de milieu nutritif qui convient à un microorganisme intermédiaire, pour ainsi dire, aux saprophytes simples et aux saprophytes mixtes, le *Mycoderma aceti* du vin aigre :

Eau de levure bouillie...........	100 grammes.
Acide acétique....................	1g,6
Alcool............................	4 grammes.

Dans cette formule, en effet, l'eau de levure contient une faible quantité de matières azotées, et nous avons dit que la présence de combinaisons azotées organiques dans le milieu nutritif constitue la caractéristique des saprophytes mixtes. Mais, d'autre part, ces matières azotées sont en proportions très faibles; elles fournissent cependant tout l'azote dont le *Mycoderma aceti* a besoin pour le développement de ses tissus nouveaux, et des combinaisons azotées minérales ne pourraient les remplacer. Nous avons donc bien affaire à un saprophyte mixte ; mais il semble que sa différenciation à cet égard soit toute récente, et qu'il n'ait perdu ses caractères de saprophyte simple que parce qu'il a trouvé dans son milieu nutritif naturel, le vin, des albuminoïdes utilisables et qu'il s'est adapté à utiliser.

Les saprophytes mixtes réclament des milieux nutritifs plus complexes et riches en albuminoïdes assimilables ou tout au

moins en combinaisons azotées organiques, ce qui les rapproche des animaux. Ces saprophytes mixtes sont représentés par les bactéries et particulièrement par les bactéries pathogènes. Le milieu nutritif de la plupart d'entre elles est donc normalement constitué par des liquides organiques, et surtout par les liquides intercellulaires, le plasma sanguin, les liquides digestifs, la salive, la sueur, le lait, l'urine, etc. Nous n'avons pas à nous arrêter ici sur la composition de ces différents liquides. Nous ne nous arrêterons pas davantage sur la nomenclature des bactéries, des toxines qu'elles sécrètent et des affections qu'elles déterminent, car cela sort du cadre que nous nous sommes tracé. Donnons néanmoins la composition, au point de vue nutritif, de quelques milieux de culture qui semblent parfaitement convenir au développement de la plupart des saprophytes mixtes[1].

Le *bouillon Miquel* est un milieu nutritif favorable surtout pour les bactéries et les germes de l'atmosphère. Voici comment il est composé. On met à l'ébullition, pendant cinq heures, 1 kilogramme de chair de bœuf maigre dans 4 litres d'eau; on laisse ensuite reposer, on dégraisse et l'on neutralise avec de la soude caustique. Ce bouillon a sensiblement la composition du bouillon de ménage ordinaire, mais il est un peu moins riche en sels minéraux. On le conserve, après une nouvelle ébullition, dans des flacons scellés à la lampe. Au moment de s'en servir, on ajoute, surtout pour les bactéries de l'air, 10 grammes de chlorure de sodium par litre.

Le bouillon de Loëffler convient davantage aux bactéries pathogènes. On fait macérer, pendant vingt-quatre heures, 500 grammes de viande de bœuf réduite en pulpe dans 1 litre d'eau; on exprime ensuite à la presse, on ajoute la quantité d'eau nécessaire pour faire 1 litre et, de plus, 10 grammes de peptone sèche, 5 grammes de sel marin et quelques grammes de glucose. On alcalinise légèrement avec du carbonate de soude.

1. Cf. Dubief, *Microbiologie*, p. 283-289. — Cf. aussi Cornil et Babès, *les Bactéries*, troisième édition, t. Ier.

Pour les cultures sur gélatine, on ajoute, au bouillon de Loëffler peptonisé et salé, 100 grammes de gélatine par litre; pour les cultures sur agar-agar ou gélose (substance mucilagineuse qui provient d'algues du Japon, *Gracilaria lichenoïdes*, *Gigartina speciosa*, etc.), on ajoute seulement 10 à 12 grammes d'agar-agar, au même bouillon de Loëffler peptonisé et salé, dans les mêmes proportions que ci-dessus pour 1 litre de bouillon.

Tels sont les principaux milieux nutritifs expérimentaux des saprophytes mixtes; il y en a beaucoup d'autres, et les cultures sur pommes de terre bouillies ou tranches de carotte sont aujourd'hui très usitées; mais ces cultures s'éloignent, notamment quand elles se font dans le vide, des conditions naturelles, tandis que les bouillons dont nous avons parlé ci-dessus se rapprochent au contraire beaucoup, par leur composition générale, des liquides organiques où les bactéries se développent de préférence.

Notons enfin que certains saprophytes simples, tel que l'*Aspergillus niger*, réclament un milieu acide, tandis que la plupart des bactéries, et en général les saprophytes mixtes, ont, au contraire, besoin d'un milieu alcalin. Mais ce fait n'est pas absolu et ne semble, par conséquent, aucunement lié à la fonction de ces organismes. Peut-être n'y a-t-il là qu'un phénomène de chimiotaxie analogue à ceux que nous avons précédemment signalés et qui intervient comme facteur non de la nutrition, mais de la distribution et du mouvement des saprophytes.

3° Le milieu nutritif des animaux.

On peut dire, d'une manière générale, que les animaux, incapables de faire, avec des éléments purement minéraux ou simplement hydrocarbonés, la synthèse des substances de leurs tissus, trouvent un milieu nutritif partout où il y a des albuminoïdes. Ces albuminoïdes ne peuvent être empruntés qu'aux végétaux ou aux animaux, et c'est là ce qui confère essentiel-

lement, au protoplasma animal, son caractère parasitaire. Dans tous les cas, en effet, il se comporte comme un parasite, d'après la définition qu'en a donnée Van Beneden, vivant aux dépens, en définitive, du seul protoplasma végétal.

En dehors de la notion simple ainsi acquise, il est très difficile de fixer le milieu nutritif des animaux, car la plupart, étant doués de mobilité, se déplacent sur des espaces souvent considérables et modifient, dans d'assez larges limites, la nature et la composition de leur alimentation. Cette composition est surtout variable quand les animaux émigrent (oiseaux, poissons). Mais il ne faut pas oublier que la température est le facteur principal de leur distribution, non seulement par elle-même, parce que le froid convient peu à leur constitution et à leur revêtement, mais encore parce que, dans les régions qu'ils quittent à la venue de l'hiver, presque tous les insectes qui font la nourriture de beaucoup d'oiseaux, par exemple, se métamorphosent ou ont disparu.

Néanmoins, et quelle que soit la mobilité diverse des animaux, il existe assurément des relations entre leur distribution et le groupement de la flore qui dépend elle-même, dans une certaine mesure, de la composition chimique du sol. La flore agit évidemment en constituant le milieu nutritif des herbivores, lesquels, à leur tour, représentent le milieu nutritif des carnassiers. Mais ce milieu nutritif varie pour chaque genre, presque pour chaque espèce, suivant qu'elle appartient à tel embranchement, à tel ordre, à telle classe, à telle famille. Il est donc impossible d'en formuler la composition, et l'on est obligé de se contenter de résultats qui, vu l'imperfection de nos connaissances, ne s'adressent guère qu'aux animaux supérieurs et à l'homme.

Il faut noter aussi que l'homme contribue singulièrement à fixer et à préciser le milieu nutritif des espèces qui lui sont utiles, tant animales que végétales. Mais cette intervention met aussi particulièrement en évidence les relations de la flore et de la faune. En voici un exemple que nous empruntons à Boitel. Les *alpages* sont des pâturages naturels de la région monta-

gneuse que les animaux consomment sur place et qui conviennent aux bovidés et particulièrement aux vaches laitières. Un alpage a présenté, au point de vue de la flore, la composition suivante :

Graminées : avoine jaune, dactyle, fromental, flouve, pâturin commun, crételle, fétuque des prés; *légumineuses :* trèfle des prés, trèfle blanc, lotier corniculé; *ombellifères :* cerfeuil sauvage, berce, pimpinelle, grande astrantia; *plantes diverses :* bistorte, géranium, pissenlit, plantain.

Dans cet alpage, les ombellifères dominent (3/5), et les graminées ne figurent que pour 1/5. Dans les prairies normandes, qui conviennent au même bétail (mais non à la même race), les graminées dominent (7/10), au contraire. Voici la composition d'une de ces prairies, d'après Roseray :

Légumineuses : trèfle blanc, trèfle des prés ; *graminées :* orge, faux seigle, avoine jaune, pâturin commun, crételle, ray-grass vivace, dactyle, houlque laineuse.

L'étude des pâturages du Rouergue et du Quercy, où les races ovines prospèrent, celle des prairies artificielles aménagées pour l'élevage des chevaux, conduisent aux mêmes indications relativement aux rapports qui existent entre une flore définie et le développement maximum d'une espèce.

Pour les animaux sauvages, ces relations existent encore, mais d'une manière moins sensible, parce que le milieu nutritif ne représente qu'un des facteurs de la distribution géographique. La température, l'altitude, la nature du sol, interviennent également et d'une manière plus ou moins efficace. Cependant, pour les animaux fixes, aquatiques ou marins, et, quoique, dans beaucoup d'espèces, les formes embryonnaires soient mobiles, c'est surtout le milieu nutritif qui agit, les autres influences physiques ou chimiques, température, pression, degré de salure, etc., se superposant simplement à celle-ci pour modifier les individus dans un sens déterminé.

Le milieu nutritif des animaux marins fixes, des mollusques, par exemple, est déjà plus facile à déterminer. Les provinces malacologiques cependant, notamment celles que

P. Fischer[1] a établies, ne nous renseignent guère que sur les conditions de température, de pression, de composition chimique des eaux que certains groupes affectionnent ; les conditions alimentaires, pourtant si importantes, n'ayant pas encore attiré suffisamment l'attention des naturalistes. Ainsi, on ne connaît que fort mal, au point de vue de la teneur en principes nutritifs, la composition du *plankton*, ensemble des organismes animaux et végétaux nageant passivement dans la mer, qui sert d'aliment aux poissons et à un grand nombre d'autres animaux. Les variations du plankton, quant à l'abondance et à la distribution, entraînent les migrations corrélatives des êtres qui s'en nourrissent. C'est probablement à la diminution de cette pâture qu'il faut attribuer l'absence de la sardine, en ces dernières années, sur les côtes de Bretagne. Parmi les organismes qui figurent dans la composition du plankton, il faut mentionner, d'une part, les diatomées et les algues ; d'autre part, les annélides, les salpes, les méduses et surtout les petits crustacés. La plupart de ces organismes sont microscopiques, et Palmer a calculé qu'il y en a environ 3 millions par mètre cube d'eau.

Les conditions du milieu nutritif des animaux pélagiques sont plus difficiles à concevoir. On se trouve là en présence de difficultés spéciales, que les explorations récentes ont en grande partie résolues. Nous ne pouvons mieux faire à cet égard que de citer les lignes que Kœhler consacre à cette question, et dans lesquelles il résume tout ce que nous savons actuellement de la composition de ce milieu nutritif[2].

« Les végétaux pélagiques sont, en dernière analyse, la source primitive de la nourriture des animaux pélagiques. Les protozoaires, les petits crustacés copépodes et ostracodes, les tuniciers, etc., absorbent directement cette nourriture végétale et servent à leur tour de nourriture aux méduses, aux

1. *Manuel de conchyliologie*, 1887, carte des provinces malacologiques.

2. Kœhler, *Conditions d'existence des organismes pélagiques* (*Revue générale des sciences*, 1892, p. 78-79).

vers, aux gros crustacés, qui eux-mêmes sont ensuite dévorés par les poissons. Je n'ai pas à insister sur l'abondance, dans toutes les mers, des organismes végétaux (chromacées, calcocytes, murracytes, diatomées, péridiniens, halosphères, oscillaires et sargasses). Les mensurations que Hensen a effectuées récemment indiquent parfois un nombre formidable de diatomées, de péridiniens ou d'oscillaires vivant dans 1 centimètre cube d'eau ; les chiffres donnés dépassent toute imagination. Aussi les animaux pélagiques trouvent-ils facilement leur nourriture dans ces milliards d'organismes végétaux qui, à chaque instant, sont avalés par eux et remplacés par d'autres qui viennent prendre la place des premiers. En fait, la mer fabrique une quantité de nourriture végétale largement suffisante pour subvenir médiatement ou immédiatement aux besoins de sa population animale flottante ; mais nous devons nous demander comment cette nourriture se trouve répartie dans sa masse. Il est admis actuellement que la lumière ne pénètre pas, dans les profondeurs de l'Océan, au delà de 400 à 500 mètres et qu'à 200 mètres, elle est déjà très affaiblie... On admet aussi que la zone habitable pour les végétaux est très étroite ; qu'au-dessous de 80 mètres, les algues se font rares et qu'au delà de 300 à 400 mètres, les végétaux, quels qu'ils soient, sont incapables d'assimiler, faute de lumière. Toutefois, l'expédition du *Plankton* a rencontré, entre 1 000 et 2 000 mètres de profondeur, de nombreux exemplaires *vivants* d'une algue verte unicellulaire, l'*Halosphera viridis*. La présence de cet organisme à une profondeur où les rayons solaires ne pénètrent jamais est fort surprenante, mais elle montre d'une manière péremptoire qu'il ne faut pas conclure à l'absence complète des végétaux vivants dans les grandes profondeurs. Il est probable que les jeunes halosphères habitent dans des régions éclairées pendant leur période de plus grande activité vitale, puis tombent dans les profondeurs où elles peuvent bien continuer à vivre pendant un certain temps, mais sont incapables d'assimiler. Le cas de l'halosphère n'est pas sans doute isolé, bien qu'il soit le seul exemple connu actuel-

lement. Malgré cette exception, il n'en reste pas moins certain que les organismes végétaux ont une existence verticale très restreinte, qui contraste singulièrement avec la faculté que les animaux pélagiques possèdent de descendre jusqu'aux plus grandes profondeurs et d'y vivre. Or, comment ces animaux trouvent-ils leur nourriture ? Ceux qui habitent d'une manière constante les régions éclairées, ou ceux, en bien plus grand nombre, que leurs migrations diurnes ramènent périodiquement à la surface, trouvent dans les végétaux unicellulaires et les algues une nourriture abondante et assurée. Tous ces organismes superficiels, végétaux et animaux, ont, en général, une vie très courte et, lorsqu'ils ont cessé de vivre, ils tombent dans les régions profondes des mers où ils servent de nourriture aux habitants de ces régions. Des milliards de cadavres tombent ainsi continuellement dans les profondeurs, et tant qu'ils ne sont point entrés en décomposition, phénomène que la salure de l'eau, l'abaissement de la température, la richesse en acide carbonique et l'augmentation de la pression contribuent singulièrement à retarder, ils constituent pour les pélagiques profonds une nourriture suffisante. C'est ainsi qu'on retrouve dans le corps de phæodariés, qui habitent jusqu'à 5000 et 6000 mètres de profondeur, les débris des radiolaires de la surface. La plupart des pélagiques qui sont cantonnés dans les profondeurs moyennes sont d'ailleurs carnassiers, et en plus des organismes qui leur tombent d'en haut, ils trouvent, dans les formes pélagiques qui émigrent de la surface, une proie vivante. Cette proie leur revient régulièrement, après être allé chercher, dans les zones éclairées, la nourriture végétale qui fait défaut dans les régions obscures. J'appelle l'attention sur le rôle économique important joué par les pélagiques soumis à ces oscillations périodiques, qui servent d'intermédiaires entre les organismes végétaux de la surface et les animaux des profondeurs, et sont, en quelque sorte, les pourvoyeurs de ces derniers. Si, enfin, nous tenons compte de la présence possible de végétaux vivants, tels que l'*Halosphera viridis*, à de grandes profondeurs, nous conclurons que

la nourriture végétale ou animale est suffisamment assurée aux animaux pélagiques, au moins jusqu'à une certaine limite. Il est incontestable qu'à mesure que la profondeur augmente, la nourriture qui tombe d'en haut devient moins abondante et la recherche des aliments plus difficile. Aussi les animaux capables de supporter la famine pendant un certain temps, ou mieux armés pour la capture de leur proie, ou encore ceux qui se contentent de débris morts, sont les seuls qui résistent. Cette difficulté dans la recherche de la nourriture est incontestablement le facteur principal qui détermine la disparition progressive de la vie animale dans les profondeurs, facteur beaucoup plus important que l'augmentation de pression et l'abaissement de température. »

En ce qui concerne le milieu nutritif des animaux terrestres, il importe de noter que certaines faunes sont limitées et différenciées par les conditions géographiques, comme cela se produit dans les îles. C'est pourquoi les groupes zoologiques se montrent là très isolés et y affectent une allure qui les distinguent de ceux plus mêlés, moins définis, des continents. On retrouve cependant des affinités, qui dépendent principalement des anciennes relations géologiques plus que de toute autre cause. Ainsi Java, Bornéo, Sumatra, ont une flore et une faune à affinités nettement asiatiques; tandis que Timor, Florès, les Moluques, malgré leur proximité, ont des organismes à affinités australiennes. Ceylan, bien que voisine de l'Inde, Haïti et la Jamaïque de l'Amérique, ont aussi des flores et des faunes différentes de celles du continent voisin. La Nouvelle-Zélande, Madagascar, constituent des mondes à part. Au contraire, l'Angleterre ne se différencie en rien de l'Europe. C'est là ce qui justifie l'expression de Forbes, que les provinces zoologiques sont des groupes organiques d'*âges différents*. Dans ces provinces, étroitement limitées par les conditions géographiques, le milieu nutritif est nettement défini et il serait relativement facile de le fixer pour chaque espèce. Toutefois les oiseaux déjà échappent, en partie au moins, à cette nécessité.

Malheureusement, nous ne sommes que très incomplètement

fixés sur la composition de ce milieu. Les études n'ont jusqu'ici porté que sur les aliments de l'homme et de quelques animaux supérieurs. Nous sommes donc obligés de nous en tenir à ces données ; d'ailleurs, les aliments que les hommes et les animaux domestiques consomment se retrouvent presque tous (à l'exception des aliments artificiels) dans l'alimentation des animaux sauvages, et l'on peut ainsi apprécier, plus ou moins immédiatement, la composition du milieu nutritif de ces derniers. Contentons-nous donc de fournir ici la composition de quelques-uns des principaux aliments de l'homme et des animaux domestiques.

Le tableau suivant est emprunté à Landois :

ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE.	EAU.	ALBUMINE.	DÉRIVÉS DES ALBUMINES.	MATIÈRES ORGANIQUES NON AZOTÉES.	SELS.
Viande de bœuf...	62,0	12,0	3,0	20,5	2,5
Viande de porc ...	55,0	6,0	5,0	33,0	1,0
Volaille...........	73,0	19,5	1,5	4,7	1,3
Poisson...........	76,0	12,0	4,0	6,0	2,0
Œuf...............	73,5	13,5	»	12,0	1,0
Lait de vache.....	86,0	5,0	»	8,3	0,6
Lait de femme...	89 0	3,3	»	7,3	0,4

ALIMENTS VÉGÉTAUX.	EAU.	ALBUMINE.	CELLULOSE.	MATIÈRES ORGANIQUES NON AZOTÉES.	SELS.
Pain de froment...	41,3	6,3	»	51,0	1,4
Pois..............	14,0	23,0	5,0	55,5	2,5
Riz	13,0	6,5	»	79,0	1,5
Pommes de terre . .	75,0	1,5	6,5	16,0	1,0
Navets............	90,5	1,0	»	8,0	0,5
Choux-fleurs......	90,0	0,2	2,0	6,8	1,0
Bière..............	90,0	1,5	»	8,0	0,5

LIVRE III

MÉTABOLISME.

CHAPITRE VII.

L'ASSIMILATION.

L'ensemble des phénomènes que présente un organisme — depuis le moment où il naît d'une bipartition jusqu'au moment où il se divise lui-même, s'il s'agit d'un être monoplastidaire — depuis le moment de la fécondation de l'œuf jusqu'à celui de la mort, s'il s'agit d'un être complexe — constitue le *métabolisme*. On peut distinguer deux phases principales dans le métabolisme ; au cours de la première, l'organisme s'accroît et se développe, parce que l'assimilation l'emporte sur la désassimilation : c'est l'*anabolisme ;* au cours de la seconde, au contraire, l'organisme décroît, ses fonctions se ralentissent, parce que la désassimilation l'emporte sur l'assimilation, et il meurt : c'est le *catabolisme*. Mais entre ces deux phases existe un état intermédiaire, dans lequel l'assimilation et la désassimilation se font équilibre et qui est généralement caractérisé par l'exercice d'une fonction des plus importantes : la reproduction ; c'est l'état adulte, placé entre la jeunesse, durant laquelle prédominent les phénomènes anaboliques, et la vieillesse, durant laquelle prédominent inversement les phénomènes cataboliques.

En réalité, dans la vie des organismes, les phénomènes anaboliques et cataboliques se superposent et se succèdent constamment, et la période d'équilibre parfait n'est jamais rigoureusement atteinte, de telle sorte que l'état adulte, que signalent non seulement la maturité des produits sexuels, mais aussi l'immutabilité des rapports réciproques des éléments ana-

tomiques, peut être représenté par une série d'oscillations, d'amplitude variable, les oscillations qui expriment la désassimilation étant plus faibles pendant la phase anabolique que celles qui expriment l'assimilation, tandis que le contraire a lieu au cours de la phase catabolique.

Les phénomènes physiologiques essentiels de ces trois phases de la vie des organismes sont : pour la phase anabolique, l'assimilation et la croissance ; pour l'état adulte, la reproduction, conséquence immédiate d'une assimilation prédominante qui tend à faire dépasser à l'organisme la forme d'équilibre compatible avec les conditions dans lesquelles il vit ; et enfin, pour la phase catabolique, la désassimilation, la vieillesse et la mort. Mais il faut remarquer que l'assimilation proprement dite, la synthèse assimilatrice qui s'accomplit dans l'intimité des tissus, est précédée de phénomènes dont il importe de saisir la signification physiologique ; ces phénomènes peuvent se résumer en ceci : constitution, par l'élaboration de matériaux empruntés à l'extérieur, d'un milieu intérieur qui baigne toutes les cellules, leur apporte les substances Q dont elles ont besoin et emporte les substances R qui résultent de leur fonctionnement. A ces phénomènes sont liés, d'une part, l'établissement des *rations alimentaires* qui expriment la nature et la quantité des substances Q nécessaires puisées dans le monde ambiant, et, d'autre part, la constitution des réserves nutritives.

1° Rations alimentaires.

La quantité et la nature des matériaux empruntés au milieu nutritif (substances Q) varient naturellement avec l'intensité du fonctionnement, c'est-à-dire de la synthèse assimilatrice ; elles changent donc non seulement avec les espèces et les individus, mais aussi avec les périodes que cet individu traverse successivement. On appelle *ration alimentaire* la quantité de matériaux nécessaire au fonctionnement pour une période et dans un temps donnés. La ration alimentaire normale, dite aussi d'*entretien*, vise simplement à remplacer les pertes, sans

chercher à augmenter l'activité et le poids du corps; en d'autres termes à déterminer, à la condition n° 1, une synthèse qui compense sensiblement les destructions résultant de la condition n° 2. Les rations de *travail*, d'*engraissement*, etc., visent, au contraire, à la production d'un certain travail ou à la constitution de réserves nutritives. Les rations de *diète*, enfin, ne couvrent pas les pertes et aboutissent en conséquence à l'inanisation et à la *misère physiologique*.

On n'a guère recherché la valeur des rations alimentaires que pour l'homme et les mammifères domestiques, puis approximativement pour certains animaux sauvages, rares et curieux, des ménageries et des jardins zoologiques. Mais les rations de ces derniers s'éloignent assez souvent de ce qu'elles sont dans la nature, tant au point de vue de la qualité qu'à celui de la quantité. Quant aux animaux inférieurs, nous dirons plus loin ce qu'on en sait, qui est fort peu de chose. Les rations alimentaires végétales ne sont pas beaucoup mieux connues. On peut cependant déduire à cet égard des indications assez précises de ce que nous avons dit précédemment, à propos du *milieu nutritif minéral*.

De même, en effet, que dans la ration alimentaire de l'homme, par exemple, on peut négliger l'oxygène et l'eau, parce que ces substances se rencontrent partout en quantités généralement suffisantes, ainsi dans la ration végétale on peut faire abstraction des matériaux que la plante trouve dans tous les sols, matériaux dont nous avons fait déjà l'énumération. Par conséquent, on limite sa ration alimentaire, au point de vue pratique, aux seuls matériaux qu'elle ne rencontre pas toujours en proportions suffisantes dans le milieu nutritif. Assurément, il serait beaucoup plus intéressant, au point de vue de la physiologie générale, de connaître exactement les quantités d'azote, de carbone, de phosphore, de potasse, etc., que réclame une plante dans un temps donné. Malheureusement, des recherches à cet égard n'ont pas été faites d'une manière assez rigoureuse pour que l'on puisse en tirer des conclusions précises.

L'aliment fondamental des plantes de culture est le *fumier* de ferme. Voici, d'après E. Roux, la composition centésimale élémentaire de ce fumier :

Eau	80,00
Carbone, Hydrogène, Oxygène	13,29
Silice	4,42
Chlore	0,04
Soufre	0,13
Fer	0,40
Soude	Traces.
Magnésie	0,24
Manganèse	Traces.
Azote	0,41
Acide phosphorique	0,18
Potasse	0,49
Chaux	0,56

Il faut noter que les quatre premiers éléments viennent de l'air et de la pluie et ne manquent pas aux végétaux, et que tous les autres, à l'exception de l'azote, de l'acide phosphorique, de la potasse et de la chaux, se rencontrent en abondance dans tous les terrains. L'azote, l'acide phosphorique, la potasse, au contraire, qui sont indispensables au développement des plantes, ne se trouvent qu'en proportions minimes dans le sol, auquel il faut par conséquent nécessairement les rendre, si l'on ne veut pas que la terre devienne improductive. C'est pourquoi Grandeau demande qu'on donne, à 1 hectare de culture de céréales, 60 000 kilogrammes de fumier de ferme, ce qui représente :

Azote	246	kilogrammes.
Acide phosphorique	108	—
Potasse	294	—
Chaux	336	—

Soit, en tout, 984 kilogrammes ; il y a donc environ 59 000 kilogrammes de fumier qui n'ont d'autre utilité immédiate que d'alléger le sol, le rendre plus poreux et perméable — ce qui a son avantage — mais qui ne servent pas directement à la nu-

trition de la plante. C'est là ce qui a fait substituer les *engrais chimiques* au fumier de ferme, engrais chimiques dont la composition déterminée par l'expérience va nous fixer, au moins approximativement, sur les rations alimentaires des végétaux cultivés.

Le point de départ de l'établissement des formules d'engrais est toujours la quantité de matériaux fixés par la plante et perdus par le sol. Ainsi une bonne récolte d'avoine, de 50 hectolitres à l'hectare, contient d'après E. Roux [1] :

Azote	71	kilogrammes.
Acide phosphorique	90	—
Potasse	30	—

Remarquons que, dans cette récolte, le grain seul est exporté, la paille restant sur le domaine. La restitution devra donc porter seulement sur les matériaux contenus dans la graine; on a alors :

Azote	41	kilogrammes.
Acide phosphorique	17	—
Potasse	12	—

Grandeau, se basant sur la fumure parfaite que donnent 60000 kilogrammes de fumier à l'hectare, et tenant compte de l'abondance fréquente de la potasse, propose de les remplacer par :

Nitrate de soude	200	kilogrammes.
Phosphate minéral	800	—

C'est sur ces données très générales que sont établies les diverses formules d'engrais qui suivent, et qui représentent les rations alimentaires *annuelles* et *par hectare* de diverses cultures.

Pour les céréales, G. Ville indique l'engrais suivant :

Superphosphate de chaux	400	kilogrammes.
Chlorure de potassium	200	—
Sulfate d'ammoniaque	390	—
Sulfate de chaux	210	—

1. *Les Engrais chimiques*, p. 26-27.

Celui de Grandeau est établi pour équivaloir à 60000 kilogrammes de fumier de ferme :

Nitrate de soude.............	390	kilogrammes.
Superphosphate à 15 degrés..	690	—
Chlorure de potassium	120	—

Pour les betteraves, G. Ville donne la formule suivante :

Superphosphate à 15 degrés..	400	kilogrammes.
Chlorure de potassium	200	—
Sulfate d'ammoniaque	140	—
Nitrate de soude.............	300	—
Sulfate de chaux.............	160	—

Petermann augmente la quantité d'engrais :

Nitrate de soude.............	450	kilogrammes.
Superphosphate..............	850	—
Sulfate de potasse...........	125	—

Pour les pommes de terre, d'après G. Ville, il faut :

Superphosphate de chaux....	400	kilogrammes.
Nitrate de potasse...........	300	—
Sulfate de chaux.............	300	—

D'après Grandeau :

Nitrate de soude	250	kilogrammes.
Superphosphate à 15 degrés..	400	—
Kainite......................	400	—

D'après Vagner :

Sulfate d'ammoniaque.......	100	kilogrammes.
Phosphate de potasse........	150	—

Pour la vigne, Trouchaud-Verdier et Chauzet indiquent la formule suivante :

Nitrate de soude.............	360	kilogrammes.
Superphosphate à 15 degrés..	400	—
Sulfate de potasse............	200	—

Pour le trèfle, le sainfoin, la luzerne et les prairies, voici enfin l'engrais que conseille G. Ville :

Superphosphate	400	kilogrammes.
Carbonate de potasse	200	—
Sulfate de chaux.............	400	—

Cette dernière formule ne contient pas d'azote, puisqu'il est prouvé, comme nous l'avons vu, que ces plantes sont capables de fixer directement l'azote atmosphérique par les microorganismes ; elles n'en manquent donc jamais.

Ce sont là les formules brutes des rations alimentaires de culture ; mais l'important pour nous est de voir à quelles proportions d'azote, d'acide phosphorique, de potasse, de chaux et éventuellement de magnésie, elles peuvent se réduire. C'est ce qu'indique le tableau suivant :

	Az.	ACIDE PHOSPHORIQUE.	POTASSE.	CHAUX.	MAGNÉSIE.
Céréales (G. Ville)...........	20,0	60,0	100,0	110,0	»
— (Grandeau)..........	61,0	103,5	60,0	»	»
Betleraves (G. Ville)..........	75,25	60,0	100 0	80,0	»
— (Petermann)......	70,8	127,5	61,25	»	»
Pommes de terre (G. Ville). .	43,8	60,0	132,0	150,0	»
— (Grandeau).	39,5	60,0	50,0	»	60,0
— (Vagner)...	20,0	54,0	40,5	»	»
Vigne (Tr. Verdier et Chauzet).	56,7	60,0	100,0	»	»
Trèfle, etc. (G. Ville)........	»	60,0	120,0	200,0	»

Il est très difficile de tirer de ces chiffres autre chose que des indications générales sur les besoins nutritifs des plantes. Si l'on connaissait avec exactitude le poids de la semence et de la plante adulte, et le nombre de pieds ou de plants par hectare, il serait possible, à l'analyse de la plante, de déterminer, au moins approximativement, la ration alimentaire de la plante dans un temps donné, puisque l'on sait directement la quantité d'azote, d'acide phosphorique, de potasse et des autres sels minéraux fixée, et, par différence, celle du carbone — ou même éventuellement de l'azote — empruntée à l'air. Mais, à notre connaissance, aucune recherche de ce genre n'a encore été faite dans des conditions expérimentales qui permettent d'en déduire des lois. Néanmoins, il est possible d'en-

trevoir le mode de constitution de la ration alimentaire végétale moyenne, en comparant les données des tableaux de Joulie (p. 207), celles du tableau précédent et celles tirées des analyses totales de quelques plantes, qui suivent :

	AVOINE.	LIN.	LEVURE.
Carbone	43,90	46,76	48,50
Hydrogène	6,42	6,67	6,25
Oxygène	38,82	38,82	33,50
Azote	2,26	1,90	8,75
Cendres	8,60	5,85	3,00

On est un peu mieux fixé sur les rations alimentaires de certains animaux, et notamment de l'homme. Mais il faut se garder de généraliser les notions ainsi acquises et d'en faire l'application à tous les animaux, car, comme nous allons le voir, le maintien de la température physiologique est, chez les mammifères et les oiseaux, un des facteurs les plus importants de la ration, alors que, chez les hétérothermes, ce facteur n'intervient que d'une manière secondaire ou accidentelle.

Dans l'ignorance où nous sommes de la valeur spécifique des synthèses assimilatrices, nous ne pouvons baser les rations alimentaires que sur les excreta, dont l'élimination entraîne nécessairement une perte de poids plus ou moins considérable. C'est cette perte de poids qui constitue en quelque sorte le point de départ, car, comme il a été dit, les gains doivent balancer les pertes. Mais l'activité de la synthèse varie avec la période (métabolique ou catabolique). C'est ainsi que, d'après Crusius, l'assimilation est de 2,5 à 6,3 fois plus grande dans les organes en voie d'accroissement que dans ces mêmes organes complètement développés.

Toutefois, la synthèse assimilatrice qui se fait ainsi n'est pas quelconque ; elle est, au contraire, rigoureusement déterminée par le nombre et l'espèce des éléments anatomiques à la con-

dition n° 1; mais il faut remarquer que la nature des déchets, qui sont, en outre de l'urine et des excréments, les produits de la respiration, la sueur, la matière sébacée, la desquamation épithéliale, les larmes, le lait, le mucus nasal, les crachats, etc., etc., indique plutôt les organes au repos (condition n° 2) que les organes en activité (condition n° 1), et ne fournit en conséquence qu'un renseignement négatif dont nous sommes cependant obligés de nous contenter.

Le tableau suivant, emprunté à Vierordt[1], donne la composition et la quantité de ces excreta, en vingt-quatre heures, chez un adulte.

	C	H	Az	O	SELS.	EAU.	TOTAL.
Respiration. . .	248,8	»	?	615,15	»	330,0	1229,9
Peau	2,6	»	»	7,2	»	660,0	669,8
Urine.	9,8	3,3	15,8	11,1	26,0	1700,0	1766,0
Excréments. . .	20,0	3,0	3,0	12,0	6,0	128,0	172,0
Eau formée dans l'organisme. .	»	32,89	»	263,41	»	»	296,3
Total . . .	281,2	39,19	18,8	944,86	32,0	2818,0	4134,0

En s'en tenant au tableau de Vierordt, on voit que les pertes totales d'un homme adulte, en vingt-quatre heures, dépassent 4 kilogrammes et qu'elles se départagent en 281 grammes de carbone, 39 d'hydrogène, 18 d'azote, 944 d'oxygène, 32 de sels minéraux divers et 2818 d'eau. Tels sont, par conséquent, en nature et en quantité, les éléments divers qu'il faut restituer à l'économie pour maintenir son intégrité.

Notons ici que l'excrétion du carbone et l'excrétion de l'azote répondent à deux fonctions différentes, le carbone exprimant la dépense d'énergie, l'azote, l'usure de la matière vivante, usure d'ailleurs inversement proportionnelle, ainsi que nous le verrons, et au delà d'un minimum qui sera fixé, à la dépense de carbone, chez les homœothermes au moins.

1. *Zeit. für biol.*, t. XIV, 1878.

Quelles sont les conditions de cette dépense ?

Regnault et Reiset, et plus récemment Ch. Richet, ont montré que, chez les animaux à sang chaud, la dépense de chaleur est réglée d'une façon presque rigoureuse par les lois physiques du rayonnement, c'est-à-dire que cette dépense est subordonnée à la température extérieure — mais sous certaines réserves — au développement de la surface du corps et, enfin, à la nature de cette surface et de son revêtement.

« Sous les mêmes conditions extérieures, les animaux de petite taille perdent, par rapport à leur poids, des quantités de chaleur plus considérables que les animaux de grande taille, la surface par unité de poids étant plus petite chez ces derniers. Il faut donc que les combustions destinées à fournir cette chaleur soient, pour une même masse de tissus, plus énergiques chez les petits animaux que chez les grands. C'est ce que prouve, en effet, le tableau suivant :

	POIDS MOYEN EN KILOGRAMMES.	CALORIES PAR KILOGRAMME ET PAR HEURE.
Chiens	10,000	3cal,2
Enfants	7,500	4 ,0
Oies	3,250	3 ,5
Chats	3,150	3 ,3
Chat	1,700	4 ,5
Chien	1,650	5 ,8
Canards	1,500	5 ,5
Poule	1,500	5 ,7
Cobayes	0,700	6 ,6
Pigeons	0,300	10 ,5
Cobayes	0,150	12 ,5
Moineaux	0,020	36 ,0

« Ces chiffres se rapportent à des températures voisines de + 15° C. Avec des températures plus élevées, la dépense de chaleur serait moindre ; avec des températures plus basses,

elle serait plus forte. Mais la progression ne suit pas la loi de Newton, si ce n'est entre des limites assez rapprochées, parce qu'il intervient divers phénomènes *régulateurs*, soit abaissement de la température à la périphérie du corps par vaso-constriction, c'est-à-dire diminution — soit évaporation d'eau, c'est-à-dire dépense de chaleur par une autre voie que le rayonnement. Cependant, d'une manière générale, on peut dire que la dépense augmente quand la température baisse, et diminue quand la température monte.

« Subordonnée à cette dépense, l'alimentation doit fournir une quantité d'énergie correspondante *nette*, c'est-à-dire : 1° qu'il faut compter la valeur thermique des substances alimentaires, non pas par la valeur qu'elles donnent dans la bombe calorimétrique, mais par celle qu'elles donnent dans l'organisme. En effet, plusieurs des combustibles n'y sont pas transformés entièrement et sont éliminés, non pas à l'état de produits ultimes, mais sous forme de molécules contenant encore une certaine énergie chimique qui est perdue pour l'organisme ; 2° qu'il y a à compter, entre la ration ingérée et la ration assimilée, un certain déchet par suite de digestion incomplète. L'utilisation digestive varie sous des influences diverses ; il n'est pas possible de fixer un coefficient pour chaque substance alimentaire ; le déchet dépend bien moins de la nature chimique de l'aliment que de la forme sous laquelle il est introduit.

« Il s'ensuit que la valeur d'une ration doit s'exprimer, non pas en comptant la teneur en telle ou telle substance, mais en additionnant le nombre de calories que ses divers composants réunis peuvent dégager dans l'organisme [1], » puisqu'il est bien entendu que nous ne nous occupons pour le moment que de savoir sous quelle forme la plus convenable sera fournie à l'économie la quantité d'énergie dont elle a besoin.

Tout d'abord, la totalité des aliments ingérés n'est pas digérée et utilisée. La proportion qui échappe ainsi à l'assimila-

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet : ALIMENTS.

tion varie avec la nature des aliments, la forme sous laquelle ils sont présentés, la richesse des rations, la capacité digestive de l'individu et le milieu nutritif auquel il est spécialement adapté. Il est évident, en effet, qu'un carnivore ne peut utiliser les aliments végétaux de la même façon qu'un herbivore, et réciproquement. De plus, chaque organisme possède une limite supérieure et une limite inférieure, correspondant au poids du corps et au travail qu'il exécute, et au delà desquelles l'équilibre de la nutrition est détruit. Une alimentation insuffisante pour maintenir cet équilibre amène une diminution de poids. Par contre, si les aliments sont ingérés en quantité supérieure aux besoins, quand la limite supérieure est atteinte, le surplus n'est plus absorbé et est éliminé avec les fécès. Enfin, une alimentation abondante élève la limite inférieure. C'est pourquoi, chez les animaux soumis à l'engraissement, la quantité de substances nécessaire pour produire le même accroissement du corps doit être relativement plus considérable que chez les animaux maigres. Si l'on continue à engraisser l'animal, il arrive finalement un moment où l'activité des organes digestifs suffit encore à maintenir à un état stationnaire le poids du corps, mais ne peut plus l'augmenter. (Landois.)

La proportion assimilée des substances alimentaires dépend en partie de leur nature. A cet égard, les aliments végétaux donnent un coefficient de nutribilité beaucoup plus faible que la majorité des aliments animaux. Rubner a établi que les principes azotés des végétaux sont moins facilement absorbés que ceux d'origine animale, et aussi que, plus la proportion d'aliments est considérable, plus est faible la quantité d'hydrates de carbone utilisée. Cette différence est en partie imputable à la présence de la cellulose, qui existe dans tous les végétaux. La cellulose, en effet, est une substance insoluble qui ne se laisse pas attaquer par les sucs digestifs. Par suite de cette résistance, elle serait inutilisable pour les animaux, si certains microorganismes n'intervenaient dans les processus digestifs. Le *Bacillus amylobacter* est ainsi l'agent d'une fermentation qui acquiert une grande intensité, et joue un rôle

considérable dans l'alimentation des herbivores. Chez l'homme, l'importance de cette fermentation est beaucoup moins considérable. Mais alors la cellulose intervient comme un empêchement à la digestion, car, grâce à sa résistance aux sucs digestifs, elle empêche les matières nutritives, contenues dans les cellules végétales ingérées, d'être attaquées. L'utilisation des aliments végétaux est donc sous la dépendance de la proportion des parois cellulosiques ayant échappé à la destruction mécanique (mastication, etc.), et c'est sous l'influence de ces conditions que la perte, par non-utilisation, est beaucoup plus considérable pour les aliments végétaux que pour les aliments animaux.

La cellulose, toutefois, semble avoir un autre rôle. Comme l'a montré Bunge, elle donne du volume aux aliments. On a constaté, en effet, que les aliments ingérés sous un volume trop réduit ne remplissent plus suffisamment le tube digestif, lequel, par vacuité, revient sur lui-même, se contracte et s'obstrue. Une certaine quantité de cellulose favorise ainsi l'activité et les mouvements du tube digestif et facilite la progression des déchets alimentaires.

Voici, d'après Rubner, quelle a été la proportion, pour 100 parties d'hydrates de carbone ingérées, retrouvée inattaquée dans les fécès :

Pain blanc	1,4
—	0,8
Pain noir	10,9
Macaroni	1,2
—	2,3
Maïs	3,2
Riz	0,9
Pommes de terre	7,6
Carottes	18,2
Lentilles	3,6
—	7,0

Les aliments amylacés ne laissent donc que 3 à 4 pour 100 de déchet; la cellulose en laisse, d'après Ellenberger, 60 pour 100. Les aliments riches en cellulose sont donc défec-

tueux, puisqu'il faut en ingérer 250 grammes pour avoir un effet utile de 100 grammes. C'est là ce qui explique l'appareil digestif très long et très volumineux des herbivores, plus court et moins gros des carnivores. Aussi, d'après Hoffmann, les fécès des herbivores renferment-elles 47 pour 100 de l'azote ingéré, tandis que celles des carnivores n'en contiennent pas plus de 17 pour 100 (*Dictionnaire* de Richet).

Les graisses ont un coefficient de nutribilité moyen et donnent un déchet de 5 pour 100. Mais ce coefficient change avec la quantité des graisses ingérées. Au delà de 300 grammes, il devient 14 à 15 pour 100 et croît quand la limite supérieure d'augmentation de poids du corps est atteinte.

Le coefficient des albuminoïdes varie énormément, suivant que ces albuminoïdes sont d'origine animale ou d'origine végétale. L'importance des déchets laissés par ces derniers est en partie imputable, comme nous l'avons dit, à la présence de la cellulose. Voici, à cet égard, quelques chiffres dus à Voit et à Rubner. Ils donnent, pour 100 d'albumine ingérée, la proportion d'albumine rejetée dans les excreta.

Bœuf	2,5
Œuf	2,6
Fromage	2,9
Lait	2,8 à 11
Pain de froment	18,0 à 25
Pain de seigle	30,0 à 42
Lentilles en purée	8,0
Pois entiers	40,0
Pommes de terre	32,0 à 39

Ces chiffres indiquent l'importance que possèdent, au point de vue de l'utilisation et de la nutribilité, la préparation culinaire, la pulvérisation mécanique et la bonne mastication, surtout quand il s'agit d'aliments végétaux. Il en résulte, d'autre part, que les aliments végétaux, tout en étant fort riches en albuminoïdes (au moins les légumineuses), sont moins réparateurs que les aliments animaux, puisque leurs albuminoïdes ne peuvent s'assimiler qu'en plus faibles proportions.

Il faut ajouter ici que tout l'azote des aliments n'est pas de

l'azote d'albuminoïdes, surtout dans les végétaux, où l'on rencontre des proportions souvent importantes d'amides, et notamment de l'asparagine. Or, 1 gramme d'azote correspond à 4g,7 d'asparagine, qui dégagent dans l'organisme 10 387 microcalories. D'autre part, la même quantité d'azote correspond à 6g,25 d'albuminoïdes, qui dégagent 29 525 microcalories. Au point de vue dynamogène, il faut donc faire une distinction entre l'azote des albuminoïdes et celui des autres combinaisons azotées organiques, car, en attribuant à ce dernier une origine albuminoïde, on triple sa valeur thermique réelle.

Ce sont, comme nous l'avons dit, les aliments végétaux qui contiennent surtout une proportion importante d'amides et de diverses substances azotées non albuminoïdes. Le tableau suivant donne, d'après König, la quantité d'azote non albuminoïde par rapport à l'azote total :

	AZOTE TOTAL pour 100 de matières sèches.	AZOTE non albuminoïde pour 100 de l'azote total.
Asperges	4,13	20
Épinards	4,56	23
Laitue	4,85	39
Fèves	5,57	19
Pois	4,69	24
Haricots	4,32	38
Chou	4,89	49
Chou-fleur	5,11	49
Carotte	1,91	18
Navet	2,02	45
Chou-rave	4,64	56
Pommes de terre	1,33	35 à 58
Froment	2,22	5 à 11
Seigle	2,15	5
Orge	1,79	1,4 à 4,4
Avoine	1,94	3 à 8
Maïs	1,74	5
Riz	1,39	6 à 10

Enfin, il est une dernière correction qu'on ne saurait omettre. En effet, plusieurs des formes d'élimination de l'azote ont des molécules assez complexes et assez riches au point de vue de l'énergie potentielle, ce qui diminue nécessairement d'autant la valeur dynamogène des aliments azotés et albuminoïdes. Toutefois, ces formes d'élimination sont relativement peu importantes au point de vue quantitatif, sauf les trois suivantes, très prédominantes, dont nous donnons la valeur calorimétrique, pour 1 gramme :

Urée	2^{cal},530
Acide urique	2 ,754
Acide hippurique	5 ,659

On peut théoriquement admettre que, chez l'homme, tout l'azote s'élimine sous forme d'urée. Le déficit de chaleur, qui résulte de l'élimination de l'azote sous cette forme, varie, d'après Berthelot et André, de 15 à 17 pour 100 de la chaleur dégagée (exceptionnellement 20 pour la gélatine). On a donc seulement 4 740 microcalories par gramme de matière albuminoïde, au lieu de 5 690. Pour les oiseaux, reptiles, etc., qui éliminent leur azote sous forme d'acide urique, cette valeur doit être abaissée à 4 320 microcalories.

Sur ces données et avec les corrections que nous venons d'indiquer, on peut établir la ration alimentaire quotidienne de l'homme au point de vue de l'énergie qu'elle est appelée à fournir. Mais pour déterminer rigoureusement cette ration, il faut, au préalable, fixer quelle est la quantité d'énergie quotidiennement consommée par l'homme.

Remarquons, d'abord, que le corps humain est loin de constituer une machine idéale. A. Gautier a prouvé, en effet, que son coefficient de rendement est des plus faibles, puisque, sur 100 calories produites, 25 servent à maintenir la température du corps, 55 sont absorbées par les frottements de la machine et 20 seulement peuvent être transformées en travail utile. Mais cette proportion de travail utile, si faible qu'elle soit, n'est cependant vraie qu'à partir d'un certain chiffre. D'après les recherches d'Hervé-Mangon, il faut que l'homme produise

environ 2 600 calories par jour avant de rendre aucun travail utile. Les chiffres suivants indiquent, d'après cet auteur, le nombre des calories qui correspond aux divers états de repos et de travail :

Repos	2.600	calories.
Travail faible	4.200	—
— moyen	4.800	—
— intense	6.000	—

Aujourd'hui, ces chiffres sont considérés comme exagérés, et l'on admet d'ordinaire que la dépense quotidienne moyenne de l'homme adulte est de 2500 calories.

En s'en rapportant aux chaleurs de combustion des diverses substances alimentaires et en tenant compte des corrections qui portent sur les coefficients thermiques à attribuer à chacun des groupes d'aliments essentiels, on obtient les nombres schématiques suivants, qui donnent la valeur calorimétrique moyenne pour 1 gramme de substance :

Graisse	9cal,3
Albumine	4 ,1
Amidon	4 ,1

Si un homme a une dépense quotidienne de 2500 calories, cette dépense sera également couverte, sans tenir compte de ce qui est perdu pour la digestion, par :

268 grammes de graisse;
610 — d'albumine;
610 — d'amidon.

268 grammes de graisse sont donc *isodynames* à 610 grammes d'albumine ou d'amidon. Et si, comme c'est le cas habituel, la ration comprend les trois espèces de combustibles et que la somme de leurs énergies potentielles soit suffisante pour couvrir les dépenses et réaliser l'équilibre du budget physiologique, une quantité *n* de l'un des combustibles pourra toujours être remplacée par une quantité *m* isodyname d'un autre combustible. C'est Rubner[1] qui a introduit en physiologie cette

1. *Lehrbuch der Hygiene*, quatrième édition.

notion de l'isodynamie, extrêmement importante, car elle permet de comprendre la souplesse que beaucoup d'organismes manifestent à l'égard des variations du milieu nutritif, quand ces variations portent, non sur les substances albuminoïdes ou minérales plastiques, mais sur les éléments dynamogènes. Voici un tableau, emprunté à Hervé-Mangon, qui donne les quantités isodynames de quelques aliments, pour le repos, le travail faible, moyen et intense. Mais il ne faut pas oublier qu'Hervé-Mangon attribue à chacun de ces états une valeur énergétique trop considérable et que, par conséquent, certaines corrections doivent être introduites dans ces chiffres.

	REPOS 2.600 cal.	TRAVAIL FAIBLE 4.200 cal.	TRAVAIL MOYEN 4.800 cal.	TRAVAIL INTENSE 6.000 cal.
Beurre	357 gr.	578 gr.	660 gr.	825 gr.
Fromage	596	964	1.101	1.377
Pain	692	1.119	1 278	1.598
Pois secs	698	1.128	1.289	1.612
Riz	703	1.134	1.296	1.620
OEufs	1.135	1.834	2.098	2 621
Bœuf maigre	1.827	2.951	3.373	4.216
Pommes de terre	2.613	4.221	4.824	6.030

Nous avons vu que la dépense de chaleur et d'énergie doit être rapportée, non au poids du sujet, mais à la surface, conformément aux lois physiques du rayonnement. La surface (S) peut se calculer, pour l'homme, quand on connaît le poids (P) du sujet, au moyen de la formule de Meeh :

$$S = 12,3 \sqrt[3]{P^2}$$

En appliquant cette formule, on obtient le tableau suivant, qui donne la valeur calorimétrique de la ration d'équilibre de divers expérimentateurs et qui, en outre, réduit cette valeur variable à une commune mesure : le nombre de calories dépensées par mètre carré de surface.

	POIDS du SUJET.	CALORIES de LA RATION.	CALORIES par MÈTRE CARRÉ.
Voit et Pettenkofer.......	70 kilog.	3.054	1.470
Hirschfeld	73 —	3.318	1.560
Kumagawa	48 —	2.478	1.550
R. Mori...................	59 —	2.579	1.380
Tsuboï et Murato.........	46 —	2.355	1.430
Lapicque et Marette......	73 —	3.027	1.420
Rubner...................	67 —	3.094	1.520
Richet...................	62 —	3.278	1.690
Lapicque (Abyssin).......	52 —	2.000	1.160
Lapicque (Malais)........	52 —	2.072	1.200
C. Eijkman[1].............	65,4	3.470	1.240

Ces chiffres permettent de fixer la quantité d'énergie que la ration alimentaire doit fournir à un homme adulte exécutant un travail ordinaire. Mais il ne faut pas oublier que ces chiffres se rapportent à des rations *ingérées* et qu'il faut en retrancher la partie qui a passé dans les fécès. Rubner évalue cette dernière partie à environ 10 pour 100. En outre, il faut remarquer que, dans le tableau précédent, les trois derniers sujets sont des hommes vivant sous les tropiques, tandis que tous les autres appartiennent aux régions tempérées. En concluant d'après le résultat de ces expériences, on voit que la quantité d'énèrgie dépensée (et à fournir en conséquence par la ration alimentaire), par mètre carré de la surface du sujet, est en moyenne de 1 500 calories dans les climats tempérés et seulement de 1 200 entre les tropiques. L'influence d'une température plus élevée s'accuse donc ici par une diminution de 300 calories par mètre carré sur la moyenne de la dépense dans les régions tempérées.

La quantité d'énergie dépensée par l'organisme varie, nous

1. Voici quels sont les *sujets* des divers expérimentateurs : Voit et Pettenkofer, *ouvrier;* R. Mori, *soldat japonais;* Tsuboï et Murato, *étudiant japonais;* Richet, *Parisien moyen;* Eijkmann, *Européen de Batavia.*

le savons, suivant que le sujet reste au repos ou produit un travail mécanique plus ou moins considérable. Cette quantité varie aussi naturellement suivant le genre de travail, et nous aurons à revenir sur ce point et sur l'estimation énergétique des actes nerveux. Mais quand la chaleur ainsi produite dépasse la dépense normale pour le maintien de la température, l'organisme tend à s'échauffer et fait alors intervenir des moyens de dépenses supplémentaires, vaso-dilatation et surtout évaporation d'eau. Cette chaleur-là est perdue sans compensation.

Les chiffres suivants donnent la valeur calorimétrique d'un certain nombre de rations de repos et de travail, rations dont nous allons avoir à examiner tout à l'heure la composition au point de vue de la teneur en principes alimentaires :

Repos (Playfair)...........................	1.724	calories.
Travail modéré (Moleschott)..............	2.960	—
— intense (Playfair)	3.625	—
— — (Pettenkofer et Voit).....	3 093	—
— — (G. Sée)...................	3.666	—
Soldat en service ordinaire (Hildesheim).	2.638	—
— en campagne (Hildesheim)........	3.074	—
— en temps de paix (Kirn)..........	2.739	—
— — (Schindler).....	3.324	—

Le tableau suivant, emprunté à Rubner [1], résume toutes ces données :

	RATION BRUTE en 24 heures.	RATION NETTE fécès déduites.
Repos et jeûne..................	»	2.304 cal.
1° Médecins, employés....	2.631 cal.	2.445 —
2° Travail modéré : soldat......	3.121 —	2.868 —
3° Travail intense : manœuvre tournant une roue........	3.659 —	3.362 —
4° Mineurs, valets de ferme, bûcherons..................	5.213 —	4.790 —

1. Cf. Rubner, *Lehrbuch der Hygiene.* — Cf. aussi *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *loc. cit.*

Nous venons d'établir la valeur calorimétrique que doit présenter la ration alimentaire de l'homme pour pourvoir à la dépense d'énergie dont il est le siège. Nous savons, d'autre part, à quoi cette énergie est employée et comment elle est utilisée au maintien de la température, à la production du travail mécanique et à l'élaboration de synthèses organiques, moins étendues, à la vérité, chez l'animal que chez la plante. Enfin, la notion de l'isodynamie vient compléter ces indications, en montrant que tout principe alimentaire organique est capable de fournir l'énergie nécessaire, la quantité relative de ce principe variant seule. En d'autres termes, « si un animal, qui ne reçoit que des albuminoïdes, a besoin, pour l'utiliser à une fonction déterminée, telle que la contraction musculaire, que l'énergie potentielle lui soit fournie sous forme d'un combustible déterminé, tel que le sucre, cet animal peut dédoubler les albuminoïdes de sa nourriture pour fournir à ses muscles le sucre dont ils ont besoin. Comme il peut, d'autre part, faire de la graisse avec des hydrates de carbone et qu'il n'est pas douteux qu'il puisse faire du sucre avec sa graisse, il n'y a pas à chercher la quantité de graisse et d'hydrates de carbone nécessaire à un animal; il suffit que le besoin de chaleur soit couvert[1] ».

D'autre part, comme nous l'avons constaté, il y a perte d'azote, et comme l'organisme animal est incapable de tirer cet azote des combinaisons minérales et ne peut l'emprunter, par suite de son adaptation, qu'aux combinaisons organiques azotées les plus complexes, et notamment à l'albumine, cette perte d'azote ne peut être compensée que par une restitution d'albumine. Il n'y a pas, à cet égard, d'isodynamie ou plutôt d'*isoplastie*, et c'est pourquoi on dit que l'albumine est un aliment *irremplaçable*. Nous verrons du reste plus loin que certains principes minéraux sont dans le même cas.

Mais il est très nécessaire de remarquer que tout l'azote éliminé ne vient pas de la destruction de la matière vivante.

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *loc. cit.*

La plus grande partie de cet azote (dans l'urée par exemple) provient, comme nous l'avons démontré au chapitre III, des dédoublements fermentatifs subis par les albuminoïdes alimentaires pour se transformer en graisse et en hydrates de carbone, et produire ainsi de l'énergie par l'oxydation de ces combustibles. Reste donc à savoir quelle est, dans la totalité de l'azote excrété, la part qui revient à la destruction des albuminoïdes alimentaires et à celle des albuminoïdes vivants. Nous avons déjà vu que, d'après Voit, la destruction de l'albumine des organes ne s'élève qu'à 1 pour 100, tandis que celle de l'albumine circulante atteint 70 pour 100. Il importe de préciser ces notions.

Si l'azote ingéré est égal à l'azote éliminé, on dit qu'il y a *équilibre d'azote*. Mais cet équilibre ne signifie pas grand'chose au point de vue spécial qui nous occupe ici, attendu qu'il peut être obtenu avec des rations très différentes. « Quand on donne des albuminoïdes pour tout aliment, il faut en donner des quantités considérables, car c'est le besoin thermique et non plus le besoin d'albumine qu'il importe alors de couvrir. En ajoutant à la ration des quantités croissantes d'aliments ternaires, on peut diminuer progressivement la quantité d'albumine, en maintenant l'équilibre azoté. Mais, en continuant, on arrive à un moment où l'azote excrété l'emporte sur l'azote ingéré, quoique la ration soit suffisante au point de vue thermique. Il y a donc un minimum nécessaire d'albumine. » (Richet.)

Quelle est la valeur de ce minimum?

Beaucoup d'expériences ont été faites pour déterminer cette valeur et ont abouti à des résultats en apparence contradictoires qu'indique le tableau suivant (p. 246), emprunté en partie au *Dictionnaire de physiologie* de Richet.

Les différents chiffres de ce tableau montrent que le rapport des substances azotées aux substances non azotées des rations est, en moyenne, de 1 à 3,5 ou 4,5, *en poids*. Mais la proportion varie quand on envisage la valeur thermique. On trouve alors que l'albumine ne représente plus que 15 à 16 pour 100 de

la ration totale. Le tableau suivant (p. 247), d'après Lapicque, indique, avec la valeur thermique de la ration totale, le poids d'albumine qui a paru nécessaire pour le maintien de l'équilibre azoté.

AUTEURS.	SUJETS.	ALBUMINE.	CORPS GRAS.	HYDRATE DE CARBONE.
Moleschott	Homme, travail modéré	130	84	404
Wolf	— —	120	35	540
Voit et Pettenkofer.	— —	118	56	500
— —	Ouvrier vigoureux	137	173	352
Voit	Mécanicien bien payé	151	54	479
Payen	Ouvrier anglais	140	34	435
—	— français	138	80	502
—	— rural du Nord	198	19	710
J. Ranke	— italien	167	117	675
—	Valet de ferme	143	108	788
Ranke et Beneke	Ouvrier	100	100	240
Liebig	— brasseur, travail fatigant	190	73	599
Smith et Playfair	—	66	24	330
Beaunis	Lui-même	92	1	235
Steinheil	Mineurs, travail fatigant	133	113	634
	Valets de ferme	187	55	542
	Garçons brasseurs	149	61	755
	Serruriers	94	27	369
	Charpentiers	139	40	687
	Boisseliers	106	26	470

Il semble donc, d'après ces expériences, que le besoin d'albumine est évalué beaucoup trop haut dans les rations du tableau précédent. Mais, comme le dit très bien G. Sée, ce ne sont là que des chiffres expérimentaux dont l'application ne saurait être généralisée, car tous les régimes naturels fournissent au minimum 100 grammes d'albumine (124 pour la ration-type du Parisien). Il est vrai que Lapicque a démontré, pour les Abyssins et les Malais, Tsuboï, Murato et Mori, pour les Japonais, que les régimes naturels de ces populations contiennent moins d'albumine.

Pour tirer de ces nombreuses données des indications précises sur le besoin d'albumine, Lapicque propose de rapporter

	CALORIES de la ration totale.	ALBUMINE de la ration.
Pettenkofer et Voit	»	80g,00
W. Prausnitz	»	86 ,00
Hirschfeld	3.460	42 ,05
M. Kamagawa	2.478	54 ,70
Peschel	3.650	33 ,00
Breisacher	2.867	67 ,80
Lapicque et Marette	3.027	57 ,10
Lapicque (Abyssin)	2.000	50 ,00
— (Malais)	2.200	60 ,00
Tsuboï et Murato (étudiant japonais)	2.455	52 ,00
Mori (soldat japonais)	2.579	60 ,00

l'albumine de la ration à un poids fixe. Voici un tableau qui indique le poids des sujets et l'albumine de leur ration calculée par kilogramme du corps :

	POIDS du SUJET.	ALBUMINE par KILOGRAMME.
Pettenkofer et Voit (ouvrier)	70 kilog.	1g,69
Hirschfeld	73 —	0 ,60
Kamagawa	48 —	1 ,14
Peschel	77 —	0 ,42
Breisacher	55 —	1 ,23
R. Mori (soldat japonais)	59 —	1 ,01
Tsuboï et Murato (étudiant japonais)	46 —	1 ,19
Lapicque et Marette (sujet n° 2)	73 —	0 ,78
Lapicque (Abyssin)	52 —	0 ,96
— (Malais)	52 —	1 ,15

« Ainsi présentés, dit Lapicque[1], ces chiffres sont très différents. Si nous éliminons les plus petits (0,60, 0,42, 0,78), qui répondent à des expériences de courte durée, on voit que la moyenne est légèrement supérieure à 1. Nous nous arrêterons donc à la proportion de 1 gramme d'albumine par kilogramme de poids du corps pour représenter, jusqu'à nouvel ordre, la quantité d'albumine qui doit être ingérée dans la ration quotidienne. La valeur thermique de cette albumine représente alors 10 pour 100 de la ration totale, au lieu de 15 ou 16 que nous avions constaté ci-dessus.

« Ce chiffre représente-t-il la quantité d'albumine détruite chaque jour dans l'organisme ? Cette quantité est nécessairement plus petite. D'abord, une certaine proportion de l'albumine ingérée n'est pas absorbée et passe dans les résidus de la digestion, proportion assez élevée qui, avec des éléments végétaux, atteint au moins 15 pour 100. Ensuite, dans les analyses des aliments, on calcule l'albumine à partir de l'azote total ; mais une partie de cet azote se présente sous forme de combinaisons autres que l'albumine, la gélatine, par exemple, dans la viande, les amides, dans les végétaux. En réalité, nous ne connaissons, du besoin d'albumine, ni la grandeur, ni la cause. Nous nous bornons à noter la plus petite quantité qu'il soit nécessaire d'ingérer.

« Toutefois, des expériences de Rosenheim sur des chiens il semble résulter que certains régimes, pauvres en albumine, exercent à la longue une influence pernicieuse sur la santé (troubles digestifs, graisses mal digérées, fécès décolorées comme après une fistule biliaire, parfois ictère et mort ; à l'autopsie, lésions du tube intestinal et du foie). Mais, comme l'équilibre azoté se maintient jusque dans la période de troubles, pourquoi ne pas incriminer, plutôt que le défaut d'albumine, l'insuffisance conséquente de certains sels minéraux, des matières extractives, des nucléines, etc.?

« Il y a donc des substances aussi nécessaires que l'albu-

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *loc. cit.*

mine, quoique en plus petites quantités. Les expériences de Rosenheim, de Munck, de Lunin (sur des souris nourries avec du lait artificiellement préparé), de Socin, ne peuvent s'interpréter que de cette manière. Même pour les albuminoïdes, il faut distinguer entre les espèces. Ainsi Voit a bien démontré que la gélatine ne peut tenir le rôle physiologique de l'albumine, mais qu'elle exerce néanmoins une action d'épargne, ce qui veut dire que la gélatine, brûlée dans l'organisme, peut compléter une ration thermique, mais qu'elle épargne mieux et plus énergiquement l'albumine que la graisse ou les hydrates de carbone. La gélatine, sans pouvoir se substituer pour toutes les fonctions physiologiques à l'albumine, le peut sans doute pour quelques-unes. Il est possible même que, pour certaines de ces fonctions, l'albumine ne soit exigée qu'en tant qu'*amide*. C'est ce qui semble au moins résulter d'expériences dans lesquelles une fraction de l'albumine nécessaire a pu être remplacée dans l'alimentation par l'asparagine. »

Ces conclusions sont parfaitement justes, et il est certain, d'après ce que nous avons établi, que la quantité d'albumine vivante détruite est très inférieure à celle que nous ingérons réellement et que l'on peut fixer cette quantité d'albumine vivante détruite à 0g,60 ou 0g,75 par kilogramme du corps pour vingt-quatre heures. Mais cela n'infirme nullement ce fait (et limitons, si l'on veut, cette conclusion aux seuls Européens) que tous les régimes naturels contiennent une proportion plus élevée qu'il ne semble nécessaire d'albumine, comme le montrent les chiffres suivants, empruntés à Hervé-Mangon[1], auxquels nous avons joint le Parisien moyen de Richet. Ces chiffres indiquent la quantité d'albumine consommée par jour et par kilogramme vivant :

Parisien moyen	2g,00
Maréchal ferrant (Sarthe)	2 ,34
Vigneron (Charente-Inférieure)	1 ,83

1. *Sur la ration moyenne de l'habitant des campagnes en France* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1874, deuxième semestre, p. 932-933).

Vigneron (Yonne)	1g,36
Cultivateur (Finistère)	2 ,47
— (Marne)	2 ,18
— (Gers)	1 ,53
— (Nièvre)	1 ,44
— (Hautes-Pyrénées)	2 ,35
Moyenne	1 ,95

Or, il est bien évident que ces régimes naturels, surabondants en albumine, ont été constitués par le besoin même de l'organisme et pour répondre à sa demande. Il y a donc *alimentation de luxe*.

On est du reste arrivé, par une autre voie, à constater cette alimentation de luxe. Henriot et Richet ont vu, en effet, que la proportion d'acide carbonique passait chez l'homme, par le seul fait de l'alimentation — et deux ou trois heures après le repas — de 0,492 à 0,560. Les échanges augmentent donc dans la proportion d'un sixième. En même temps, la température s'élève légèrement, si bien que les échanges et la production de chaleur augmentent après les repas. Même il est probable que la température augmente moins que n'augmente la production de chaleur, car, après le repas, il y a une dilatation vasculaire qui répond à un rayonnement plus intense. Ainsi l'alimentation, dans la plupart des cas, est trop abondante, puisqu'elle fait croître, sans utilité apparente pour l'organisme, la consommation chimique et la production de chaleur (Richet).

Quelles sont les causes de cette alimentation de luxe? Tout d'abord, la nature même des aliments que l'homme rencontre et prépare. La plupart des aliments, en effet, contiennent des substances azotées et des substances non azotées, mais en proportion très variable. D'autre part, nous avons vu que, dans l'alimentation de l'homme, les substances azotées doivent être aux substances non azotées, au point de vue du poids, dans le rapport de 1 à 4 environ. Lorsque l'homme fait usage d'une nourriture dont la composition ne présente pas ce rapport normal, il est obligé d'ingérer une beaucoup plus grande masse d'aliments, ce qui détermine la surcharge et

l'excitation digestives. Or, très peu d'aliments contiennent la proportion voulue de matières azotées et non azotées. C'est ce que montrent les chiffres suivants, empruntés à Landois, qui donnent la teneur de substances non azotées, pour 1 d'albumine :

Viande de veau	0,1
— de lièvre	0,2
— de bœuf	1,7
Lentilles	2,1
Haricots	2,2
Pois	2,3
Viande de mouton gras	2,7
— de porc	3,0
Lait de vache	3,0
— de femme	3,7
Farine de froment	4,6
— d'avoine	5,0
— de seigle	5,7
— d'orge	5,7
Pommes de terre blanches	8,6
— bleues	11,5
Riz	12,3
Farine de sarrasin	13,0

On voit donc qu'il n'y a guère que le lait et le pain qui contiennent des proportions convenables de matières azotées et non azotées. Il en résulte qu'il y a gaspillage des autres substances nutritives qui restent indigérées ou, en tout cas, sont inutiles pour couvrir les pertes de l'organisme, ces pertes n'exigeant pas une réparation aussi énergique. Ce gaspillage peut d'ailleurs se faire aussi bien pour les matières azotées que pour les autres. Les chiffres suivants, empruntés à Blüm, indiquent, par exemple, quelle quantité de divers aliments usuels il faudrait ingérer pour avoir les 100 grammes d'albumine de la ration moyenne :

Gruyère d'Emmenthal	330 grammes.
Lentilles	385 —
Pois	430 —
Bœuf	480 —
OEufs	738 —

Pain de froment	1 660	grammes.
Riz	1 970	—
Lait (3 litres)	3 100	—
Pommes de terre	5 000	—
Carottes	8 000	—
Pommes (fruits)	25 000	—

De même, pour fournir à l'organisme les 450 grammes d'hydrates de carbone — ou la quantité équivalente de graisse — nécessaires à la combustion, il faut ingérer :

Riz	572	grammes.
Pain de froment	625	—
Lentilles	806	—
Pois	819	—
Œufs	902	—
Pain de seigle	930	—
Fromage	2 011	—
Pommes de terre	2 039	—
Viande de bœuf	2 261	—

Mais ce gaspillage, cette alimentation de luxe, sont-ils inutiles? Richet, qui se pose aussi cette question, y répond de la façon suivante : « Une alimentation de luxe peut n'avoir que les apparences du luxe. Si l'on se contentait du strict minimum de ces exigences organiques en oxygène, en carbone et en azote, ce minimum serait insuffisant à un moment donné. Il faut un léger excès de charbon à une machine pour qu'elle travaille sans heurt, sans à-coup, sans avoir à craindre de s'arrêter brusquement par défaut de combustibles. Il faut qu'un coup de collier puisse être donné sans que pour cela la machine cesse de fonctionner, comme ce serait le cas si elle était réduite à la quantité de charbon strictement suffisante au travail moyen. Donc, pour un état de santé satisfaisant, il faut un peu plus que la ration-limite. Il faut que, dans chaque période post-digestive, l'organisme puisse mettre en réserve quelques matériaux, qui seront utilisés plus tard, et qu'il travaille avec un excès de ressources[1]. »

Ce qui précède revient évidemment à dire qu'il n'y a pas, au

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *op. cit.*

sens étroit du mot, d'alimentation de luxe dans les *régimes naturels* et que seuls pratiquent cette alimentation les gens qui s'adonnent, par goût ou sous forme thérapeutique, à la suralimentation. Les expériences de ration d'équilibre nous fixent approximativement sur la quantité d'albumine vivante détruite à la condition n° 1 et à la condition n° 2 et n'ont de valeur qu'à ce point de vue. Il est probable qu'en plus de la quantité d'albuminoïde qui participe à la synthèse du protoplasma vivant, l'organisme a besoin de dédoubler ou de brûler une certaine quantité d'albumine supplémentaire, soit parce qu'il en utilise les matériaux divers (sels minéraux, soufre, peut-être phosphore), soit parce qu'il est capable d'employer à une fonction tout à fait spécialisée l'énergie ainsi libérée.

En résumé, deux faits ressortent de ce long exposé : c'est que l'homme adulte moyen dépense par jour environ 2500 calories et que son besoin d'albumine est sensiblement de 1g,5 par kilogramme vivant, soit en moyenne 100 grammes par vingt-quatre heures. Il en résulte la ration suivante d'azote et de carbone et la valeur calorimétrique qui y correspond, abstraction faite de la proportion nécessaire de matières minérales, que nous examinerons plus loin :

	POIDS.	Az	C	CALORIES.
Albuminoïdes........	100 gr.	16	52	410
Graisses..............	50	»	76	465
Hydrates de carbone..	400	»	45	1 640

Toutes les données qui précèdent s'appliquent à l'homme, et nous sommes par conséquent assez ignorants de la composition et de la valeur thermogène des rations alimentaires qui conviennent aux différentes espèces d'animaux. On n'a guère fait, à cet égard, que des travaux se rapportant aux animaux domestiques (chevaux, bœufs, porcs, moutons, etc.). Encore l'agronome s'occupe-t-il rarement de la ration d'entretien, mais plutôt de la ration d'engraissement et de la ration de travail.

Bien que nous n'ayons pas encore abordé la question si importante des *rations minérales*, les indications qui suivent se rapportent aux rations d'azote, de carbone et de sels minéraux.

Voici, d'après Henneberg et Stohmann, la ration d'entretien, pour vingt-quatre heures, d'un bœuf de 1 000 kilogrammes :

Albuminoïdes	570	grammes.
Hydrates de carbone	6 800	—
Graisse	660	—
Eau	55 000	—
Acide phosphorique	50	—
Chaux	100	—
Autres sels minéraux	100	—

Le tableau suivant donne la proportion des divers principes alimentaires par kilogramme vivant, pour vingt-quatre heures, et la quantité de calories dégagées dans le même temps par mètre carré de surface du corps :

	POIDS en KILOGRAMMES.	PAR KILOGRAMME.			CALORIES par mètre carré.
		ALBU-MINOÏDES.	HYDRATES de carbone.	GRAISSES.	
Homme	62	2g,00	8,0	1,30	1.690
Bœuf	800	0 ,57	6,8	0,66	3.037
Mouton	48	1 ,14	10,2	0,32	1.740

La proportionnalité de l'alimentation avec le poids confirme les variations des échanges respiratoires avec ce même poids et par conséquent avec la surface des animaux, ainsi que l'a indiqué Ch. Richet. Voici, en effet, d'après Allibert, la quantité de matières azotées par kilogramme de poids vivant de quelques animaux :

Souris	46g,0
Lapin	8 ,0
Homme	2 ,0
Bœuf	0 ,6
Mouton de petite race	1 ,5

Relativement à la ration d'engraissement, Lawes et Gilbert ont montré : 1° que le *rapport nutritif*, c'est-à-dire le rapport entre l'albumine prise comme unité et les autres matières alimentaires organiques non azotées (le rapport normal étant 1 : 8 ou 9 chez le mouton, 1 : 4 chez l'homme), doit être de 1 : 5 environ ; autrement dit, en poids, cinq fois plus de matières non azotées que de matières azotées; 2° que le kilogramme d'accroissement chez un animal représente :

Eau	248	grammes.
Graisse	668	—
Albuminoïdes	73	—
Matières minérales	11	—

3° Que, sur 100 grammes de fourrage sec, il n'y a que 9 à 15 grammes de fixés dans les tissus; 4° enfin, qu'il se forme plus de graisse dans le corps qu'il n'y en a dans le fourrage alimentaire, résultat que l'étude des dédoublements et des réactions chimiques internes de l'organisme nous avait fait prévoir. Wolf a indiqué pratiquement que la ration d'engraissement doit, à peu près, doubler la ration d'entretien.

Reste à examiner la ration de travail. Théoriquement, la valeur dynamique d'un aliment est égale à sa valeur calorifique, et si l'aliment est absorbé en entier, il suffit de multiplier par 425 sa valeur calorifique pour avoir son rendement en kilogrammètres. Dans ce cas, un cheval de gros trait, produisant 2 millions de kilogrammètres, aurait besoin d'une ration donnant 4700 calories ; mais 30 pour 100 des aliments sont indigérés ; il faut donc élever la ration, de manière qu'elle produise 6600 calories. Or, Wolf a trouvé que, pour les chevaux, la moitié seulement du supplément d'aliment ajouté à la ration d'entretien pour produire un travail supplémentaire donné, est utilisée à la production d'un travail effectif. Ce résultat s'explique par ce fait que les animaux qui travaillent dégagent une somme de chaleur supérieure à celle qu'ils dégagent au repos.

Grandeau et Leclercq ont calculé l'emploi dynamique des aliments. Si la ration de travail est 100, l'utilisation dynamique est:

Entretien strict	42
Transport automoteur	33
Travail industriel	25

D'après Müntz, la distribution du travail intérieur est différente. Voici ses chiffres :

Entretien strict	67
Transport automoteur	7
Travail industriel	26

Comme résultat d'ensemble, Lapicque et Richet [1] admettent les trois propositions suivantes : 1° pour la ration de travail, il faut un excès d'alimentation en rapport avec le travail produit ; 2° le meilleur rapport nutritif est de 1 : 5, soit 1 gramme de matière azotée pour 5 grammes d'hydrates de carbone et de graisse ; 3° il faut ajouter à la ration d'entretien 100 d'aliment pour produire 60 de travail.

Telles sont les notions que nous possédons actuellement sur les rations d'azote et de carbone nécessaires aux animaux supérieurs et spécialement à l'homme. Mais, comme nous l'avons vu en donnant le tableau des *excreta* de Vierordt, l'animal élimine aussi des sels minéraux et de l'eau. Il faut donc lui restituer aussi de l'eau et des sels. Nous avons déjà parlé (p. 177-178) de la ration d'eau, il ne nous reste donc plus qu'à dire quelques mots des rations minérales.

Les matières salines alimentaires sont très nombreuses et varient encore avec les espèces, suivant les conditions particulières de leur adaptation. De plus, comme le remarque justement Ch. Richet, l'analyse des cendres ne nous fournit que des renseignements défectueux sur la façon dont s'agencent, en réalité, dans l'organisme, les divers éléments minéraux. La combustion, en effet, détruit les combinaisons qui existent et en forme d'autres. C'est ainsi que les carbonates alcalins sont transformés en sulfates et en phosphates, par le départ de l'acide carbonique ; le soufre des albuminoïdes, le phosphore des nucléines et des lécithines, sont présentés à l'état

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *loc. cit.*

de sulfates et de phosphates, etc. On en est donc réduit à des tâtonnements.

On peut, par exemple, constituer par synthèse un milieu favorable au point de vue des matières salines, milieu dont on fait ensuite varier expérimentalement un des principes constituants. On juge ainsi de l'action de ce principe sur l'organisme. C'est ce qu'a fait Raulin pour l'*Aspergillus niger*. Mais cette méthode est inapplicable aux organismes complexes. En second lieu, on peut prendre un milieu de nutrition minérale fourni par la nature, comme le lait, qui est l'aliment unique des jeunes mammifères. Mais le jeune animal a besoin de fixer des éléments minéraux pour le développement de son corps, tandis que l'adulte en équilibre n'a besoin que de réparer les pertes subies. Il y a donc là une différence dont l'importance saute aux yeux. Néanmoins, Bunge s'est servi de cette méthode et a résumé le résultat de ses expériences sur les chiens dans le tableau suivant :

	LAIT de CHIENNE.	CHIEN NOUVEAU-NÉ.	SANG de CHIEN ADULTE.
Potasse	10,7	8,5	3,1
Soude	6,1	8,2	45,6
Chaux	34,4	35,8	0,9
Magnésie	1,5	1,6	0,4
Oxyde de fer (Fe^2O^3)	0,14	0,36	9.1
Acide phosphorique	37,5	39,8	13,2
Chlore	12,4	7,3	35,6

Abstraction faite des réserves de fer et de phosphate de chaux du nouveau-né et de ses enveloppes, les inégalités des colonnes du tableau précédent proviennent en partie des aliments, car, lorsque le jeune animal abandonne le régime lacté, il trouve, dans ses nouveaux aliments, une proportion suffisante de matières minérales. Le tableau ci-après, qui donne

la composition des cendres de quelques substances usuelles, indique cette proportion :

	VIANDE DE BOUCHERIE.	POISSON DE MER.	ŒUF SANS COQUILLE.	LAIT DE VACHE.	FROMENT.	POIS.	POMMES DE TERRE.	CHOU.
K^2O	37,04	13,84	17,37	24,65	31,16	41,79	66,06	26,8
Na^2O	10,14	36,51	22,87	8,18	3,07	0,96	2,96	13,9
CaO	2,42	3,39	10,91	22,42	3,25	4,99	2,64	14,8
MgO......	3,23	1,90	1,14	2,59	12,06	7,96	4,93	4,2
Fe^2O^3.....	0,44	»	0,39	0,29	1,28	0,86	1,10	1,6
P^2O^5......	41,20	13,70	37,62	26,28	47,22	36,43	16,86	13,2
SO^3.......	0,98	0,31	0,32	2,52	1,39	3,49	6,52	12,8
SiO^2......	0,69	»	0,31	»	1,96	0,86	2,04	5,2
Cl.........	4,66	38,11	8,98	13,95	0,32	1,54	3,46	7,5

Examinons, à l'aide des données précédentes, quelle est la valeur de la ration quotidienne minérale moyenne de l'adulte.

Tandis que la potasse et la soude sont contenues, en proportions presque égales, dans l'organisme total des mammifères, la potasse l'emporte beaucoup sur la soude dans la plupart de nos aliments. Voici, en effet, d'après Lawes et Gilbert[1], les proportions de potasse et de soude pour 100 de cendres :

Potasse............................	4,41	pour 100.
Soude..............................	3,08	—

D'autre part, le tableau précédent montre que, hormis pour le poisson et plus faiblement pour les œufs, la proportion de potasse est, en moyenne, quatre fois plus forte que celle de soude. Mais l'élimination de la potasse, ingérée en plus grande quantité, entraînant l'élimination de la soude, il faut, pour maintenir la teneur nécessaire du milieu intérieur en soude, en ajouter une certaine quantité. D'après Ch. Richet, la ration quotidienne moyenne de potasse et de soude est la suivante :

1. Grandeau, *Alimentation de l'homme et des animaux*, t. Ier, 1893.

Potasse ingérée avec les aliments		4g,75
Soude	ingérée avec les aliments	1 ,20
	ingérée artificiellement	6 ,00

La chaux est surtout utile aux premiers temps de l'existence, car elle va se fixer dans le squelette. D'ailleurs, la dénutrition en est lente. En effet, en prenant comme unités la quantité de chaux éliminée quotidiennement et la quantité de chaux contenue dans le corps, on a les chiffres suivants qui montrent que la potasse et la soude s'éliminent beaucoup plus facilement :

Chaux éliminée...	1,0	pour	1,00	contenu dans le corps.
Potasse — ...	12,5	—	0,10	—
Soude — ...	20,3	—	0,07	—

L'explication de cette élimination plus faible de la chaux tient à ce fait que la chaux est à l'état de phosphate insoluble ou presque insoluble dans les solutions alcalines, et alors que les sels de potasse et de soude se dissolvent dans le sang et peuvent diffuser à travers les membranes du rein, le phosphate de chaux se dissout à peine et ne diffuse que très peu ou pas du tout. Dans la ration moyenne, la quantité de chaux, contenue dans les aliments, est seulement, d'après Richet, de 1g,18. Cette ration insuffisante est complétée par la chaux contenue dans l'eau de boisson, ainsi que l'a fait remarquer A. Gautier. On a ainsi, en moyenne, une ration quotidienne de chaux de 1g,3 à 1g,5, dont les trois quarts sont éliminés par les fécès — qui contiennent, d'après Porter et Fleitmann, 24 de chaux pour 100 de cendres et 3 pour 100 de cendres — et un quart par les urines.

La magnésie est associée à la chaux et se trouve dans presque tous nos aliments, sauf le lait, en proportions voisines. Cependant la farine de froment et, par conséquent, le pain en contiennent plus que de chaux. Comme, d'après Neubauer, la quantité de magnésie éliminée par les urines est de 0g,80 à 1g,26 par jour, ces aliments sont très utiles, car ils compensent la faible teneur proportionnelle des autres aliments en ma-

gnésie. La ration moyenne paraît être, en conséquence, de 0g,60 à 1 gramme.

Bien que le fer soit, ainsi que nous l'avons vu, un aliment indispensable, néanmoins sa proportion est faible, dans le corps, et son élimination plus faible encore. Voici la quantité de fer métallique contenu par kilogramme du corps chez le bœuf, d'après Lawes et Gilbert, et chez le mouton, d'après Boussingault :

Bœuf	0g,19 par kilogramme.
Mouton	0 ,151 —

Voici la quantité de fer éliminée par jour, chez l'homme, d'après A. Meyer :

Par les urines........	0g,006
Par les fécès......................... ..	0 ,02

Mais cette dernière valeur semble trop faible ; elle varie, d'ailleurs, et peut augmenter avec la quantité et la forme de fer ingéré. La ration moyenne, d'après Richet, est de 0g,15 par jour.

Quant au manganèse, il y en a des traces dans presque tous les aliments ; mais son rôle est inconnu, et l'on ignore par conséquent la ration qui lui correspond.

Ces différentes matières minérales (soude, potasse, chaux, etc.) sont à l'état de chlorures, de phosphates et de sulfates. Il faut donc rechercher maintenant la ration de chlore, de phosphore et de soufre, qui répond à la ration de ces substances minérales.

L'homme élimine à peu près en vingt-quatre heures, d'après Salkowski et Porter, 8g,5 de chlore, dont 7 grammes par l'urine et 1g,5 par la sueur. Or, d'après Richet, nos aliments ne contiennent que 0g,63 de chlore. Il faut donc, comme pour la soude, ajouter du chlore à notre ration, et l'on a alors :

Chlore des aliments naturels	0g,63
— du sel ajouté au pain...............	1 ,35
— du sel ajouté aux autres aliments..	7 ,75

Or, nous avons trouvé ci-dessus que la quantité moyenne

de soude ajoutée à nos aliments est, en chiffres ronds, de 6 grammes, qui correspondent à 9g,2 de chlore. On peut en conclure que nous ingérons par jour environ 15 grammes de sel marin, et comme notre alimentation se distingue par sa pénurie en chlorure de sodium, nous sommes obligés d'y suppléer en ajoutant du sel marin à nos mets.

Nous éliminons, en vingt-quatre heures, par les urines, les fécès et la sueur, environ 5 grammes d'acide sulfurique répondant à 2 grammes de soufre. La ration moyenne du Parisien, d'après Richet, n'en fournit cependant que 0g,20 à 0g,30. Mais il faut remarquer que, dans l'évaluation des cendres, le soufre contenu dans les albuminoïdes ne figure pas. Or, la quantité de soufre ainsi formée est assez considérable, puisque 100 grammes de matières azotées sèches en contiennent :

Albumine de l'œuf	1g,80
Syntonine musculaire	1 ,80
Albumine du blé	1 ,55
Légumine des pois	0 ,40
Gluten du blé	0 ,70

Ce qui donne, pour la ration-type, 1g,66 de soufre. En ajoutant à ce total 0g,20 à 0g,30 du soufre des sulfates, on a 1g,80 à 2 grammes de soufre.

Quant au phosphore, il est éliminé sous forme d'acide phosphorique, 2g,75 par les urines, d'après Salkowski et Leube, et 1 gramme par les fécès. Cette même quantité d'acide phosphorique, qui répond à 1g,6 de phosphore, se retrouve sensiblement dans la ration-type, qui en offre 1g,7. Il n'y a donc pas de déficit. On peut résumer de la manière suivante la ration minérale de l'homme moyen :

Potasse	4g,75
Soude	7 ,20
Chaux	1 ,30
Magnésie	0 ,70
Fer	0 ,15
Chlore	7 ,00
Soufre	1 ,80
Phosphore	1 ,70

Voici maintenant, d'après Cornevin [1], la ration minérale, en potasse et en soude, d'un cheval de 640 kilogrammes, et les poids correspondants des aliments qui fournissent ces sels :

	POIDS en kilogrammes.	K^2O	Na^2O
Foin	6	62 gr.	4g,70
Avoine	4	19	0 ,90
Féveroles	4	10	0 ,05
Maïs et paille	4	7	0 ,29
Total	18	98 gr.	5 ,94

En comparant cette ration à la ration en K^2O et Na^2O d'un homme moyen, pesant 62 kilogrammes, on a par kilogramme de poids vif :

	CHEVAL 640 kilogrammes.	HOMME 62 kilogrammes.
Potasse	0,153	0,079
Soude	0,009	0,019

Comme le remarque Richet, cette différence est due à ce que, chez les herbivores, les fécès contiennent une quantité énorme de matières alimentaires ni digérées, ni dissoutes; il y a donc presque 50 pour 100 de pertes sur la masse des matières ingérées.

D'après Boussingault, la quantité de sels minéraux éliminés par l'urine, par kilogramme de poids vif et par vingt-quatre heures, est la suivante, pour un cheval de 600 kilogrammes et pour un homme de 60 :

Cheval	0g,180
Homme	0 ,160

1. *Traité de zootechnie*, 1891, p. 903.

De ces chiffres, et de ceux fournis par Voit, Falk, Schmidt, Weiske, Luciani, il résulte que la dénutrition en sels minéraux est, par kilogramme de poids vivant et par vingt-quatre heures, pour un adulte :

Soude	0g,005
Potasse	0 ,015
Acide phosphorique	0 ,060
Chaux	0 ,005
Chlore	0 ,025

Pour un homme de 60 kilogrammes, la consommation minimum quotidienne serait donc :

Soude	0g,30
Potasse	0 ,90
Acide phosphorique	3 ,60
Chaux	0 ,30
Chlore	1 ,50

Chiffres très inférieurs à ceux de la consommation réelle que nous avons donnés ci-dessus. Il y a donc, pour les aliments minéraux, comme pour les aliments organiques, et pour les animaux comme pour l'homme, une véritable alimentation de luxe.

Richet résume de la façon suivante les besoins de l'organisme en sels minéraux, par kilogramme vivant et par vingt-quatre heures. Mais ces chiffres, ne l'oublions pas, sont purement schématiques :

Soude	0g,010
Potasse	0 ,030
Acide phosphorique	0 ,060
Chaux	0 ,005
Chlore	0 ,025
Magnésie	0 ,005

Nous ne sommes que très mal fixés sur la ration minérale des animaux vertébrés, autres que les mammifères domestiques, dont il a été parlé précédemment. « Cependant on peut supposer, malgré le petit nombre des analyses (guano par Dehérain, urine de serpent par H. Milne Edwards, urine de

tortue par Wesley Mills, etc.), que l'alimentation des oiseaux et des reptiles ressemble, au point de vue des sels minéraux, à celle des mammifères. Les uns sont carnivores, les autres herbivores, avec des proportions un peu plus fortes de soude chez les animaux carnassiers, que chez les granivores et les herbivores.

« Un point est digne de remarque : c'est la formation de chaux pour la coquille de l'œuf par les oiseaux. Une poule, qui pèse 2 kilogrammes en moyenne, peut produire un œuf par jour en certaines saisons. Le poids de la coquille est de 6 grammes environ. Si l'on admet que c'est du carbonate de chaux presque pur, cela fait une élimination quotidienne de 4g,50 environ de chaux, chiffre d'autant plus considérable que certainement les urines contiennent encore de la chaux, et que l'œuf lui-même renferme des quantités de chaux relativement très grandes. On peut dire que, dans ces conditions, l'oiseau a besoin au moins de 5 grammes de chaux par jour dans ses aliments.

« Pour l'alimentation minérale des animaux invertébrés, nous avons moins de données encore. Il est certain qu'il y a des sels de soude, de chaux et de potasse dans leurs tissus, et que ces sels ont été introduits par l'alimentation, mais nous ne savons dans quelles proportions. Mais ce qui frappe surtout dans l'histoire chimique des invertébrés, c'est la proportion considérable de chaux que la plupart de ces êtres vont fixer sur leur coquille à l'état de carbonate. C'est là, dans l'ensemble de la vie de ces êtres, un phénomène tout à fait remarquable. C'est même un phénomène commun à tous les animaux supérieurs ou inférieurs. La fixation de chaux à l'état de carbonate et de phosphate paraît être une des lois fondamentales de la biologie.

« Pour faire la trame solide de leur organisme, de manière à offrir un support à leurs parties molles, les êtres vivants, quels qu'ils soient, vont chercher dans leurs aliments un minéral qui donnera un sel insoluble, et par conséquent une masse dure et résistante. Le squelette, intérieur chez les vertébrés,

extérieur chez les mollusques et les crustacés, a toujours une base de chaux[1]. »

Telles sont les notions que nous possédons actuellement sur la nature et la quantité des diverses matières minérales et organiques qui constituent les rations alimentaires. Comment sont utilisés ces matériaux? Quelles modifications subissent-ils jusqu'au moment où ils sont assimilés par la cellule vivante ou brûlés dans l'économie? C'est ce que nous allons maintenant examiner.

2° Phénomènes digestifs.

Les phénomènes digestifs sont des phénomènes préparatoires qui tendent à rendre les matériaux du milieu nutritif solubles et tels, par conséquent, comme le réclame la loi de Traube, qu'ils puissent traverser les membranes organiques et arriver au contact du complexus protoplasmique. Ce résultat est obtenu grâce à des procédés d'abord mécaniques (mastication, trituration dans le gésier, l'estomac, etc.) et ensuite chimiques. Ces derniers, dus à l'action de ferments qui dédoublent et solubilisent les matières alimentaires, caractérisent essentiellement la digestion.

Ces phénomènes s'accomplissent *en dehors* de l'organisme lui-même. Chez les vertébrés supérieurs et chez l'homme, le tube digestif est un appareil ouvert à ses deux extrémités et communiquant avec l'extérieur, mais ne communiquant point en revanche, au moins directement, avec le milieu intérieur. Tous les phénomènes qui s'accomplissent dans le tube digestif sont ainsi extérieurs aux tissus profonds; il en est de même, avec plus d'évidence encore, chez les animaux inférieurs.

Il n'y a donc aucune différence essentielle entre les phénomènes digestifs des animaux supérieurs et ceux qui résultent de l'action du *Saccharomyces cerevisiæ* sur le sucre de canne ou du *Tyrothrix urocephalum* sur les albuminoïdes du lait. Ces

1. *Dictionnaire de physiologie* de Richet, *loc. cit.*

deux protophytes commencent par sécréter un ferment soluble — invertive dans le premier cas, pepsine dans le second — qui dédouble et hydrate l'aliment dont ils se nourrissent, et qui ne peut entrer qu'après cette modification préalable en contact avec les substances plastiques de leur protoplasma. Il en est exactement de même chez les animaux les plus élevés en organisation, dont les parois digestives sécrètent aussi des ferments solubles qui déterminent dans les aliments des transformations identiques.

Il en est de même encore durant les phénomènes de la germination, et l'embryon végétal, qui sécrète des diastases capables de transformer et de rendre assimilables les matériaux de réserve accumulés dans l'albumen et dans la graine, donne lieu, commme le dit Van Tieghem, à de véritables digestions, lesquelles ne diffèrent pas essentiellement de celles qui s'accomplissent dans l'appareil digestif des animaux. Mais chez les végétaux adultes, pourvus de chlorophylle, rien de pareil ne se produit, car tous les éléments utilisés du milieu nutritif sont diffusibles. Les actions fermentatives qui transforment les substances colloïdales du milieu nutritif animal en substances cristalloïdes n'ont donc pas ici, la plupart du temps, à intervenir. C'est pourquoi il n'y a pas, normalement, de digestion chez les plantes vertes.

Pour comprendre la signification physiologique des phénomènes digestifs, il faut étudier ces phénomènes chez les animaux monoplastidaires, comme l'a fait récemment Le Dantec [1]. Prenons, par exemple, un amibe. Comme son protoplasma n'est pas miscible à l'eau, les particules alimentaires que les pseudopodes englobent ne se trouvent pas en contact direct avec le protoplasma, mais baignent dans l'eau de la vacuole qui se forme par suite de la tension superficielle du protoplasma. La vacuole ainsi creusée au sein du protoplasma de l'amibe jouit de propriétés physiques remarquables et indépendantes de la

1. *La Digestion intracellulaire chez les protozoaires* (thèse de Paris, 1891).

nature, digeste ou non, de la substance envacuolée. La pression y est très grande par le fait même de la tension superficielle, et les actions moléculaires y créent une diffusibilité extrêmement rapide. Les conséquences de ces propriétés se manifestent immédiatement.

On sait que, dans la dialyse, l'acide passe plus vite que la base. Le contenu de la vacuole, quelle que soit sa réaction primitive, va donc devenir acide. En même temps, et comme conséquence des actions moléculaires qui accompagnent cette dialyse, un *ferment soluble*, mis en liberté, diffuse vers la vacuole. Dans le cas de l'amibe, ce ferment soluble est de la *pepsine*, mais il pourrait tout aussi bien être de l'invertine ou d'autres diastases.

Sous l'influence de l'acide et du ferment, l'albuminoïde alimentaire est digéré, c'est-à-dire qu'il se transforme, par simple hydrolyse, d'abord en syntonine ou acidalbumine, puis en peptone. Or, la syntonine et la peptone sont les termes de plus en plus simples du dédoublement des albuminoïdes, et les dimensions de leur édifice chimique sont beaucoup plus petites que celles de l'albuminoïde. Cette *catamérisation*, qui se produit également pour le saccharose, l'amidon et pour beaucoup d'autres corps, est un phénomène préliminaire rendu nécessaire par ce fait que, pour réagir avec le protoplasma (substances plastiques), les matériaux alimentaires doivent être solubles et diffusibles, et que, par conséquent, dans le cas de membranes à traverser pour que ces réactions se produisent, les molécules de ces matériaux doivent être plus petites que celles des substances de la membrane.

Au fond, les choses se passent exactement de la même manière chez les métazoaires et les vertébrés supérieurs, et l'ensemble de la cavité digestive y joue le rôle de la vacuole chez les protozoaires, au point de vue, au moins, des actions chimiques qui s'accomplissent. Une différence intervient cependant, abstraction faite même de l'influence du système nerveux. En effet, tandis que, chez les monoplastidaires, les éléments, modifiés par les phénomènes digestifs, entrent im-

médiatement en contact avec les substances plastiques du protoplasma, chez les métazoaires complexes, ce contact n'est pas immédiat, et les matériaux élaborés sont préalablement absorbés et versés dans le *milieu intérieur ;* c'est ce milieu intérieur qui fournit ensuite aux divers éléments anatomiques les substances Q dont ils ont besoin pour leur vie élémentaire manifestée, c'est-à-dire pour assimiler et fonctionner. L'intervention de ce milieu intérieur ne modifie en rien la signification des phénomènes digestifs; elle est simplement la conséquence de la forme de l'organisme, du nombre de ses éléments et de l'association synergétique des plastides qui le constituent. C'est pourquoi Le Dantec[1] dit avec raison : « Les phénomènes macroscopiques de la physiologie, respiration, digestion, excrétion, sont des échanges entre le milieu extérieur et le milieu intérieur, c'est-à-dire la respiration, la digestion, l'excrétion du milieu intérieur du vertébré. »

La différence que nous venons de signaler entre les protozoaires et les métazoaires rend compte de la complexité des phénomènes digestifs que présentent ces derniers. En effet, puisque tous les éléments anatomiques, quelle que soit leur différenciation, des organismes les plus complexes puisent dans le milieu intérieur qui les baigne (sang ou lymphe) les substances Q, il faut que la composition de ce milieu intérieur soit telle, que chaque cellule puisse y trouver à chaque instant les substances spéciales qui lui sont nécessaires. Cela n'est possible que si sa composition moyenne reste à peu près invariable. Comme il ne peut compenser le déficit qui résulte de l'utilisation des substances Q par certaines cellules que grâce à l'apport des matériaux digérés, comme cet apport est intermittent et localisé et comme enfin il n'y a aucune communication directe, chez les animaux supérieurs, entre la cavité digestive et le milieu intérieur, certains phénomènes s'intercalent entre la digestion d'une part et l'assimilation proprement dite de l'autre, — digestion et assimilation qui se suc-

1. Le Dantec, *Théorie nouvelle de la vie,* p. 222.

cèdent chez les êtres inférieurs, mais qui, chez les êtres supérieurs, sont séparées par les phénomènes de l'absorption, de la précipitation ou de la mobilisation des réserves nutritives et de la circulation.

Mais ce n'est pas tout. Les matériaux digérés et absorbés aboutissent nécessairement au milieu intérieur dont ils maintiennent la composition moyenne constante. Comme la composition des substances qui représentent les aliments naturels est très différente de celle du milieu intérieur et spécialement du sang, il faut que ces substances, par diverses transformations, par des *approximations progressives*, selon l'expression de Yves Delage, tendent à se rapprocher de la composition moyenne du sang dans l'espèce considérée. De là le choix des aliments que font les animaux, choix d'ailleurs réglé par les conditions de vie auxquelles ils sont adaptés; de là les procédés mécaniques de trituration, de mastication, etc.; de là, enfin, la différenciation de glandes qui transforment respectivement les albuminoïdes, les hydrates de carbone et les graisses en matières diffusibles et solubles. Au cours du passage de la cavité digestive dans le milieu intérieur ou aussitôt après, une nouvelle approximation a lieu, comme nous le verrons, qui transforme les peptones, par exemple, en albuminoïdes nouveaux, ou les graisses émulsionnées et peut-être dédoublées, en corps gras plus voisins de ceux qui sont spécifiques à l'animal considéré que des aliments d'où ils proviennent.

Tous ces phénomènes sont fort intéressants, mais nous ne pouvons entrer ici dans leur détail, et nous devons nous borner à ce qu'il y a de plus général, c'est-à-dire aux phénomènes par lesquels les aliments deviennent capables de s'incorporer au milieu intérieur sans altérer sa composition moyenne, laissant de côté tout ce qui est relatif aux conditions mécaniques et nerveuses. Ces conditions, en effet, sont secondaires et variables suivant les espèces, tandis que les processus chimiques ne changent guère du haut en bas de l'échelle biologique. Quant aux sécrétions qui jouent un rôle capital dans

la digestion, puisqu'elles fournissent les agents chimiques des transformations digestives, nous en étudierons plus loin le mécanisme.

Ces agents chimiques sont des ferments solubles; tous hydratent, dédoublent et solubilisent les matériaux alimentaires; nous avons indiqué, au chapitre III (p. 67 et suiv.), quelles modifications interviennent ainsi. Nous nous contenterons donc ici de voir comment ces modifications se combinent pour changer peu à peu la masse alimentaire en une matière fluide de plus en plus voisine du sang dans lequel elle doit passer.

Chez beaucoup d'animaux, dans la première partie du tube digestif, dans la bouche, les aliments sont simultanément triturés, broyés, imbibés et attaqués par les liquides des glandes salivaires ou salives. Les poissons, cependant (hormis la lamproie), ne possèdent pas de glandes salivaires; elles sont, au contraire, très développées, surtout les glandes parotides, chez les ruminants, dont la nourriture est parfois peu riche en eau. La composition des salives varie avec les glandes qui les sécrètent. Voici, d'après Hoppe-Seyler, une analyse de la salive sous-maxillaire du chien :

Eau.........................	994,385	pour 1000.
Substances organiques......	1,755	—
(dont 0,662 de mucine)		
Sels solubles................	3,597	—
Sels insolubles..............	0,263	—
CO^2 combiné................	0,440	—

Voici une analyse de la salive parotidienne de l'homme, d'après le même auteur :

Eau.........................	993,16	pour 1000.
Matières organiques..........	3,44	—
Sels { KS.CAz.............. ; KCl,NaCl............ ; $CaCO^3$............... }	3,40	—

La salive sublinguale est visqueuse et alcaline; sa composition n'est pas très bien connue; elle renferme, d'après

Kühne, jusqu'à 10 pour 100 de matières fixes, et notamment beaucoup de mucine.

Mais les aliments ne subissent qu'artificiellement l'action de ces salives isolées ; c'est l'ensemble de ces salives, ou *salive mixte*, qui agit normalement. La salive mixte, en général, est un liquide incolore ou faiblement opalin, à réaction alcaline, sauf à jeun, plus ou moins filant, et dont la densité est de 1,004 à 1,009. Elle contient des albuminoïdes, de la mucine, un ferment soluble azoté, la ptyaline ou diastase salivaire, des traces de pepsine, d'urée, quelquefois de leucine, de graisse, de sulfocyanure de potassium ou de sodium, des chlorures de sodium et de potassium, des phosphates alcalins et terreux, du carbonate de chaux, du phosphate de fer, des azotites, des gaz, surtout de l'acide carbonique, et un peu d'azote et d'oxygène.

Les glandes salivaires de certains mollusques renferment aussi de l'acide sulfurique. Celles de *Dolium galea* en contiennent jusqu'à 3 pour 100. *Murex*, *Cassis*, *Aphysia*, en présentent aussi.

Voici une analyse de la salive mixte de l'homme d'après Frerichs :

Eau	994,10	pour 1000.
Ptyaline	1,42	—
Mucine	2,13	—
KS.CAz	0,10	—
Sels	2,19	—

La ptyaline ou diastase salivaire est le principe chimiquement actif de la salive ; c'est une matière azotée non albuminoïde qui se comporte comme un ferment soluble, c'est-à-dire que la présence d'une quantité minime de ptyaline suffit à transformer, suivant Sullivan, Musculus et Von Méring, en maltose et en dextrine, comme nous le savons (p. 71), des masses d'amidon, avec fixation d'eau et dégagement de chaleur. Son maximum d'action est de + 35 à + 39° C. ; au delà, elle se ralentit, puis s'arrête à + 70° C., différant en cela de l'amylase, dont le pouvoir saccharifiant maximum se manifeste surtout vers 65° C. Pour A. Gautier, la ptyaline et, en

général, les ferments solubles se rattachent aux toxalbumines, comme, du reste, tend à le prouver ce fait, que la salive détermine, en injection sous-cutanée, des accidents toxiques. Ajoutons que la salive ne peut pas transformer le maltose en dextrose, mais cette transformation se produit peut-être par l'effet des microorganismes que contient l'intestin. D'ailleurs, suivant Dastre et Bourquelot, ce maltose est directement absorbé. Pendant le processus de la saccharification, la ptyaline ne subit pas de changement; toutefois, Paschutin a montré que, lorsqu'elle a déjà servi, son action devient beaucoup plus faible.

L'action de la salive est surtout énergique dans un milieu exactement neutre, mais elle se produit également dans un milieu alcalin et même dans un milieu acide. Cependant, dans le suc gastrique acide de l'homme, la ptyaline ne semble produire du sucre que lorsque l'acidité est due à des acides organiques, tels que l'acide lactique, l'acide butyrique, etc.; d'après Van de Velde, elle n'en produit pas, au contraire, quand l'acidité est causée par l'acide chlorhydrique libre. La ptyaline est détruite par l'acide chlorhydrique ou digérée par la pepsine. Néanmoins, au dire d'Ellenberger et d'Hofmeister, la présence de la pepsine paraît indispensable à la production du sucre; d'autre part, cette production est entravée par une formation abondante d'acide butyrique ou d'acide lactique, mais, comme l'a montré Cl. Bernard, le processus se rétablit quand la proportion de ces acides diminue.

Le chlorure de sodium, l'ammoniaque, le sulfate de soude (à 4 pour 100), augmentent, d'après O. Nasse, le pouvoir saccharifiant de la ptyaline; il en est de même de l'acide carbonique et aussi de l'acétate de quinine, de la strychnine, de la morphine, du curare et de l'acide sulfurique à 0,625 pour 100. Au contraire, de fortes proportions d'alcool et de potasse détruisent la ptyaline. Le séjour prolongé à l'air affaiblit son action, de même que le carbonate de soude et le sulfate de magnésie, d'après Pfeffer. L'acide salicylique et l'atropine empêchent la production du sucre.

L'action de la ptyaline sur l'amidon cru est faible et lente;

elle ne se produit qu'au bout de deux ou trois heures, parce que le ferment doit traverser, au préalable, la membrane de cellulose. Au contraire, sur l'amidon cuit ou empois, cette action est rapide. On peut dire, d'une manière générale, que la rapidité de la transformation des différentes espèces d'amidon en sucre dépend de la proportion de cellulose qu'elles renferment. L'amidon de pommes de terre crues exige deux ou trois heures; l'amidon de maïs cru deux à trois minutes (Hammarsten). La transformation de l'amidon de blé est plus rapide que celle de l'amidon de riz. Quand l'amidon est broyé ou cuit, la saccharification se fait, pour toutes les espèces d'amidon, à peu près dans le même temps.

Enfin, d'après Jakubowitsch, le mélange des salives de toutes les glandes (salive mixte) est plus actif que la salive de l'une quelconque des glandes salivaires. Quant au mucus, il n'a pas d'action digestive, mais il contribue, en même temps que la salive, à dissoudre les parties solubles et à imbiber les substances alimentaires.

Hüfner, I. Munk, Kühne, ont constaté la présence, dans la salive, d'une petite quantité de ferments peptonisants, mais ces ferments n'ont pas encore été suffisamment étudiés. Rappelons enfin, que, suivant Rossbach, la ptyaline serait apportée au liquide buccal par les leucocytes qui émigrent dans la bouche [1].

Aux phénomènes de la digestion salivaire succèdent les phénomènes de la digestion gastrique qui ont pour résultat de transformer la masse alimentaire en *chyme*. Mais, au point de vue général auquel nous nous plaçons, ces deux digestions sont accessoires, puisque certains animaux ne possèdent pas de glandes salivaires, et que, d'autre part, Czerny et Pachon ont montré que des vertébrés supérieurs, et notamment le chien, peuvent se passer d'estomac, et, par conséquent, de la digestion gastrique.

Cette digestion se fait sous l'influence du suc gastrique, li-

1. Landois, *Physiologie humaine*, p. 257-259.

quide incolore ou légèrement jaunâtre, peu filant, très acide, qui renferme 4 pour 1 000 de matières organiques, parmi lesquelles deux ferments : la pepsine et la présure (lab), et 6 pour 1 000 de matières minérales, dont les principales sont l'acide chlorhydrique, des chlorures de sodium, de potassium et de calcium, et des phosphates de chaux, de fer et de magnésie. L'acide chlorhydrique, dont la présence est nécessaire à l'action de la pepsine, est, suivant les espèces, libre ou combiné. Chez l'homme, d'après Ewald et Boas, il est en partie libre; chez le chien, au contraire, il est combiné, soit à des matières organiques diverses, soit à la pepsine (acide chlorhydropeptique). Il ne faut pas oublier, du reste, qu'au cours des fermentations gastriques, d'autres acides peuvent apparaître, notamment l'acide lactique et des acides gras volatils, qui contribuent à augmenter l'acidité du suc gastrique.

La pepsine agit uniquement sur les albuminoïdes, mais seulement en présence d'une petite quantité d'acide; si cet acide manque ou se trouve en excès, son action cesse. Cette action, qui se traduit par le gonflement, la porphyrisation et la liquéfaction des albuminoïdes, aboutit à la peptonisation, laquelle présente trois phases : la transformation des albuminoïdes en syntonines ou parapeptones, puis en protéoses et enfin des protéoses en peptones, complètement dialysables. Mais, comme il a été dit, dans la digestion gastrique des albuminoïdes, il reste toujours, quelque loin qu'elle soit poussée, un résidu insoluble formé de nucléines. Notons que les peptones sont toxiques ($0^g,30$ suffisent à tuer 1 kilogramme de lapin) et ne s'accumulent, en conséquence, jamais dans le sang. Chez les homœothermes, le maximum d'action de la pepsine est vers 35° C.; chez les hétérothermes, elle reste active à des températures beaucoup plus basses; en revanche, vers 40° C., elle se transforme en *isopepsine*, moins active, et perd ses propriétés à 80° C. Au reste, il importe de remarquer que la pepsine ne semble pas absolument nécessaire à la peptonisation. C'est ainsi que Dastre a récemment montré que les solutions neutres de chlorure ou de fluorure de sodium peptonisent les albuminoïdes

frais et crus, en formant des globulines, des protéoses et des peptones.

La présure (lab) possède la propriété de coaguler la caséine, surtout quand elle est unie aux graisses et au sucre; mais cette propriété est indépendante de l'acidité gastrique, car elle n'est pas abolie par la neutralisation du suc.

Les transformations qui s'accomplissent sous l'influence de l'acide et des ferments gastriques, et dans des conditions favorables (température, mélange intime des matières alimentaires, etc.), aboutissent à la formation du chyme, matière fluide ou pâteuse, à réaction acide, qui contient des hydrates de carbone en partie saccharifiés par la ptyaline, dont l'action peut se continuer dans l'estomac; des albuminoïdes, plus ou moins complètement peptonisés; de l'eau, des sels, du glucose, de l'acide lactique, des gaz provenant de l'air dégluti ou des fermentations intrastomacales et enfin des matières non altérées sensiblement, graisses, cellulose, tissus élastiques, etc.

Ainsi modifiés, les aliments passent dans l'intestin, où ils rencontrent les canaux excréteurs du foie et du pancréas.

Le foie est une glande extrêmement importante qui joue dans l'économie un rôle considérable; nous aurons à y revenir longuement; mais ici nous ne devons nous occuper que de l'un des produits qu'elle élabore, la bile, à cause de son rôle digestif.

La bile est un liquide neutre ou légèrement alcalin, normalement vert chez les ovipares, jaunâtre chez les mammifères et l'homme, mais qui verdit rapidement sur le cadavre au contact du mucus de la vésicule biliaire. Elle contient 85 pour 100 d'eau et 9 pour 100 de sels, parmi lesquels il faut mentionner du chlorure de sodium et des taurocholates et glycocholates de soude (de potasse, chez les poissons). Les acides de ces sels sont dédoublés par l'acide chlorhydrique bouillant en acide cholalique et en glycocolle d'une part, taurine de l'autre. Elle renferme aussi des pigments et, notamment, la *bilifulvine*, qui se décompose en bilirubine et biliverdine; ces matières colorantes sont très analogues au pigment rouge

de l'hémoglobine du sang, dont elles dérivent d'ailleurs, de la même façon que les acides gras précédents dérivent des albuminoïdes de cette même hémoglobine. Cette origine explique pourquoi la biliverdine augmente après la mort et pourquoi les cadavres prennent, en conséquence, une coloration plus ou moins verdâtre; enfin, de la mucine et de la cholestérine (4 pour 100). Cette dernière, insoluble dans l'eau, est soluble dans la bile, mais elle peut néanmoins, sous différentes influences pathologiques, s'y précipiter et former des calculs dans la vésicule biliaire (lithiase biliaire).

La bile contribue à émulsionner les graisses, c'est-à-dire tend à les transformer en gouttelettes très fines, capables de traverser les membranes intestinales. Pour l'émulsion des graisses, la présence de la bile est nécessaire, mais non suffisante, puisque, d'après les dernières recherches, elle a besoin pour cette action d'être mêlée au suc pancréatique. Toutefois, la bile semble arrêter la peptonisation des albuminoïdes par le suc gastrique, mais n'empêche pas néanmoins leur digestion par la trypsine pancréatique, dont l'action est plus profonde; enfin, elle semble aussi contenir un ferment diastasique qui n'a pas encore été isolé. La bile aide à la desquamation de l'épithélium intestinal et à son renouvellement après chaque digestion; elle fait contracter les villosités intestinales, excite les mouvements des muscles de l'intestin, atténue les virus et empêche non seulement la fermentation putride des matières alimentaires, mais encore toutes les fermentations bactéridiennes, normales ou non.

Le suc pancréatique, qui débouche, dans l'intestin, au même niveau que le canal cholédoque ou non loin de lui, est incolore; il a une réaction alcaline ; plus épais que la salive, il se montre très riche en albumine et coagule, en conséquence, par la chaleur. Il contient de l'eau (90 pour 100, au lieu de 99 dans la salive), des sels, et notamment du chlorure de sodium, du phosphate de chaux et du carbonate de soude, divers ferments solubles, l'un agissant sur les matières azotées, la *trypsine*, une diastase agissant sur les féculents, l'*amylapsine*, et peut-être

un ferment hypothétique, la *stéapsine* ou saponase, qui agit sur les corps gras, en les émulsionnant et en les dédoublant.

La trypsine transforme les albuminoïdes en *tryptones*, par un mécanisme analogue à celui qu'emploie la pepsine pour produire des peptones. Mais les transformations et les dédoublements qu'elle accomplit sont beaucoup plus profonds, car elle donne aussi de la leucine, de la tyrosine et, ultérieurement, de l'indol, des acides gras et des gaz, faisant ainsi subir, aux albuminoïdes, une série de modifications, étudiées au chapitre III, qui les amènent presque à la décomposition putride; du reste, le pancréas tout entier se corrompt rapidement. La trypsine n'a pas besoin d'un milieu acide, comme la pepsine; elle agit aussi en milieu neutre ou alcalin.

L'amylapsine ou diastase pancréatique est comparable à la ptyaline salivaire, mais son action est plus rapide et plus énergique; elle attaque même l'amidon cru, mais elle est sans action sur le saccharose.

Claude Bernard a montré que le suc pancréatique dédouble les corps gras en glycérine et acides gras; ces derniers, se combinant avec les alcalis qui donnent au suc sa réaction basique, produisent des savons solubles et absorbables par l'épithélium intestinal. Quant à l'action émulsionnante du suc pancréatique, elle a été mise en évidence par plusieurs expériences. Chez le lapin, où le canal de Virsung débouche dans l'intestin assez loin du canal cholédoque, on constate que la bile reste sans effet sur les graisses jusqu'à son confluent avec le suc pancréatique. Celui-ci, d'ailleurs, ne peut agir seul. Si, chez un chien, on fait expérimentalement déboucher le canal cholédoque après le canal de Virsung, on constate, comme l'a montré Dastre, que le suc pancréatique est inactif sur les graisses jusqu'à son confluent avec la bile. Le mélange de la bile et du suc pancréatique semble donc bien nécessaire à l'émulsion des corps gras.

Quant aux liquides de l'intestin grêle, ils ne semblent pas avoir d'action digestive bien nette. Cependant les glandes de Brünner paraissent contenir de la pepsine, d'après Grützner,

et les glandes de Lieberkühn sécrètent le suc intestinal ou entérique, liquide un peu jaunâtre, très alcalin et à odeur aromatique qui, d'après Schiff et Leven et suivant les observations de Busch, a un rôle analogue à celui du suc pancréatique. Il contient, en outre, un ferment inversif ou *invertine*, découvert par Cl. Bernard, qui a la propriété d'hydrater et de dédoubler le saccharose; mais il faut peut-être ici faire intervenir surtout l'action des microorganismes.

En ce point de leur parcours, les matières alimentaires ont subi toutes les transformations qui ont pour but de séparer les parties nutritives de celles qui ne le sont pas, et de rendre les premières assimilables, car le suc du gros intestin ne semble avoir aucune influence digestive sur les aliments ingérés. Toutefois, chez les animaux, qui possèdent un cæcum volumineux, le suc cæcal paraît jouer un certain rôle dans la saccharification des hydrates de carbone. Le chyme intestinal, qui ne diffère du chyme stomacal que par son alcalinité et la présence d'acides amidés et de la bile, reprend bientôt, par suite des fermentations qui se produisent, son acidité et se partage en deux parts : une substance liquide blanche, le chyle, assimilable et qui est absorbée, et une matière grisâtre, qui revêt des caractères spéciaux avant d'être éliminée sous forme de fécès.

Les gaz de l'intestin proviennent et de l'air dégluti et des fermentations auxquelles donnent lieu surtout les microorganismes. Kolbe et Ruge ont recueilli chez l'homme les gaz intestinaux par l'anus et ont trouvé, pour 100 volumes, les chiffres suivants :

	CO^2	H	CH^4	Az	H^2S
Lait............	16,8	43,3	0,9	38,3	Quantité indéterminée.
Viande.........	12,4	2,1	27,5	57,8	
Légumes........	21,0	4,0	55,9	18,9	

L'oxygène des bulles d'air avalées avec les aliments est rapidement absorbé dans le tube digestif, de sorte qu'on n'en

trouve plus trace dans la partie inférieure du gros intestin. En revanche, les vaisseaux sanguins des parois intestinales exhalent de l'acide carbonique, ce qui fait qu'une partie du CO^2 intestinal provient du sang par diffusion. La fermentation du contenu de l'intestin, qui commence déjà dans l'intestin grêle, d'après Planer, produit enfin de l'hydrogène, de l'acide carbonique, de l'ammoniaque et du gaz des marais (CH^4).

Les microorganismes, très abondants dans le tube intestinal, complètent les actions des ferments solubles et agissent à la fois sur les hydrates de carbone, les corps gras et les albuminoïdes. Mais nous avons déjà examiné les modifications principales qu'ils déterminent dans les milieux où ils vivent, et nous renvoyons à ce que nous avons dit à cet égard (chap. III, p. 74 et suiv.).

Nous avons vu que les transformations digestives aboutissent à la formation du chyle intestinal, qui est absorbé. Ce chyle diffère très peu du chyle des chylifères, dont il nous faut, pour terminer, indiquer brièvement la composition, afin de bien montrer que les approximations qui résultent de la digestion tendent à rapprocher de plus en plus les matériaux intestinaux du liquide constituant le milieu intérieur. Le chyle est un liquide blanc chez l'homme et les carnivores, jaunâtre ou verdâtre chez les herbivores ; il a une saveur salée, une réaction alcaline et une odeur qui se rapproche, pour chaque espèce, de celle de son sang ; il est coagulable, mais lentement (moins chez les herbivores) et seulement, d'après Wurtz, quand il a passé par les premiers ganglions mésentériques où il se forme une petite quantité de fibrine. La quantité de chyle, en vingt-quatre heures, est d'environ la moitié de la masse totale du sang ; mais cette quantité se répartit inégalement. Elle augmente beaucoup pendant la digestion, tandis qu'à jeun les parois des chylifères sont affaissées.

Le chyle, comme le sang et la lymphe, se compose d'une partie solide, formée de cellules lymphatiques et de granulations graisseuses microscopiques qui sont d'autant plus abondantes que l'alimentation est plus riche en graisses, et d'une

partie liquide, le plasma. Ce plasma renferme, non seulement des sels minéraux et de l'eau, mais aussi les principes générateurs de la fibrine (ils augmentent naturellement avec le nombre des leucocytes), de l'albumine, des peptones (dans les leucocytes seulement), du sucre, un ferment diastasique provenant de l'intestin, des lactates après l'ingestion des substances amylacées, des traces d'urée et de leucine, etc.[1].

Voici, d'après Landois, la composition pour 100 du chyle humain :

Eau	90,5
Fibrine	Traces.
Albumine	7,1
Graisses	0,9
Matières extractives	1,8
Sels minéraux	0,4

Nous verrons plus loin l'analogie de composition de ce liquide avec celles du sang et de la lymphe, et nous pourrons ainsi nous rendre compte de l'importance des approximations réalisées par les phénomènes digestifs.

En résumé, transformation en glucose et en sucres assimilables de l'amidon et des féculents par la ptyaline salivaire et l'amylapsine pancréatique ; du saccharose, du lactose et du maltose par le suc entérique et certains microorganismes ; de la cellulose (partiellement) par le *Bacillus amylobacter;* peptonisation des albuminoïdes par la pepsine gastrique et la trypsine pancréatique, et éventuellement par le ferment peptonisant que sécrètent certaines bactéries ; enfin, émulsion des graisses par l'action combinée de la bile et du suc pancréatique ; tels sont les phénomènes essentiels de la période digestive ou préparatoire.

Il nous faut voir maintenant comment ces matériaux ainsi transformés et solubilisés arrivent jusqu'au sang pour constituer le milieu intérieur nutritif des cellules de l'organisme, en d'autres termes, comment ces matériaux sont absorbés par les parois intestinales.

1. Landois, *op. cit.*, p. 361.

3° Absorption.

Pour arriver au contact des matières plastiques des éléments anatomiques et entrer en réaction avec elles, c'est-à-dire mettre les plastides en état de vie élémentaire manifestée (assimilation fonctionnelle), les substances alimentaires transformées par les processus digestifs doivent arriver dans le milieu intérieur, lequel est contenu dans un système de cavités closes, et par conséquent il leur faut traverser les membranes qui séparent la cavité digestive du milieu intérieur, du sang. Ce phénomène constitue l'absorption proprement dite, qu'il ne faut pas confondre avec l'assimilation, dont nous aurons à parler longuement plus loin.

L'absorption se fait par la voie sanguine et par la voie lymphatique, chez les animaux, et surtout dans l'intestin, dont les valvules et les villosités très richement vascularisées augmentent la surface absorbante. Dans l'intestin, du reste, l'épaisseur des membranes (épithélium intestinal, couche de tissu conjonctif, paroi des vaisseaux) est au minimum (un quart à 1 dixième de millimètre). L'absorption y est encore facilitée par les conditions mécaniques que nous avons précédemment mentionnées (p. 175-177). Nous ne reviendrons pas sur l'exposé de ces conditions, ni sur les phénomènes de la filtration et de l'osmose, nous contentant de rappeler brièvement comment les principes alimentaires essentiels arrivent jusqu'au sang.

Les phénomènes de diffusion tendent, comme nous le savons, à la distribution homogène des substances entre deux liquides contigus, et avec une vitesse d'autant plus considérable que la différence de composition de ces liquides est plus grande. Or, par suite de la circulation, la composition du sang, par rapport aux liquides intestinaux, change constamment. Il y a donc diffusion continue. Cette diffusion est d'ailleurs, même en faisant intervenir l'activité propre des cellules épithéliales, un phénomène purement physique. Le chyle intestinal est, en effet, riche en glucose et en peptones ou tryptones, matières

dialysables et cristalloïdes, tandis que le sang n'en contient normalement que des traces. Les matériaux du sang, tels que l'albumine, la fibrine, etc., ne dialysent pas, parce qu'ils sont colloïdes; et quant aux matières solubles, elles dialysent très peu, hormis dans certains cas (purgatifs), soit par suite de la pression intestinale, soit en raison de leur faible pouvoir osmotique, etc. Le glucose et les peptones étant très dialysables, il n'y a aucune difficulté à comprendre comment ils passent dans le sang; mais on peut alors se demander si les phénomènes osmotiques interviennent seuls, comment il se fait qu'il n'existe, même dans le sang de la veine porte et en pleine digestion, que des traces de peptone. Il faut donc faire intervenir l'activité propre des cellules. Hofmeister attribue cette transformation des peptones en albumine nouvelle aux leucocytes du tissu adénoïde de la muqueuse intestinale, et Heidenhain aux cellules épithéliales elles-mêmes. L'albumine de nouvelle formation, qui résulte du passage des peptones à travers la muqueuse intestinale, est différente de l'albumine ingérée et spécifique pour chaque espèce. Elle constitue une albumine particulière qui peut servir à la nutrition des tissus. Nous ignorons toutefois le processus chimique de cette polymérisation des peptones alimentaires en albumine nouvelle. Ajoutons, enfin, que certains ferments solubles, comme la ptyaline, sont résorbés, c'est-à-dire passent dans le sang, en même temps que les matériaux alimentaires qu'ils ont servi à transformer. Il en est de même de la taurine, du glycocolle, des acides biliaires, etc. Tous les matériaux absorbés par la voie sanguine gagnent les troncs veineux qui se réunissent dans la veine porte, laquelle les amène au foie; puis, par la veine sus-hépatique et la veine cave inférieure, ils arrivent au cœur.

Les corps gras émulsionnés, c'est-à-dire réduits en fines gouttelettes, ne suivent pas généralement la voie sanguine, mais celle des chylifères; toutefois, d'après Walter et O. Frank, une partie des graisses résorbées dans l'intestin rentrerait dans l'organisme par une autre voie que par les chylifères, probablement par celle des vaisseaux sanguins. Les graisses

émulsionnées se mélangent au liquide incolore ou *lymphe*, que les vaisseaux du système lymphatique contiennent dans l'intervalle des digestions.

L'absorption des corps gras émulsionnés est très différente de celle des matières cristalloïdes, comme les glucoses et les peptones. On a cru pendant longtemps que les gouttelettes graisseuses devaient passer dans les interstices des cellules épithéliales, mais on a reconnu que cette transsudation interstitielle ne rendait qu'imparfaitement compte des phénomènes, et Brücke a fait intervenir l'activité propre des cellules de l'épithélium. Ces cellules absorberaient, par leurs prolongements pseudopodiques, des granulations graisseuses venues de l'intérieur de l'intestin qu'elles restitueraient à la lymphe. D'autre part, Péréwoznikoff et Munk ont vu que la muqueuse intestinale est capable d'opérer la synthèse des graisses neutres au moyen de leurs éléments (glycérine et acides gras) ou de savons qui se produisent dans la digestion pancréatique des graisses. Aujourd'hui, depuis les travaux de Ch. Richet, on a adopté une autre manière de voir qui est plus conforme à ce que nous savons de la biologie des éléments cellulaires et a, en outre, l'avantage de simplifier l'explication des phénomènes. L'absorption des graisses serait due toujours à des cellules vivantes, mais non plus à celles de l'épithélium. Les *leucocytes* du sang, de la lymphe, etc., seraient les agents de cette absorption. Ces leucocytes sont des plastides isolés, mobiles, dont le protoplasma est granuleux et réfringent, sans enveloppe, contractile, et analogue à celui de l'amibe ; ils ont leur origine dans la moelle rouge des os, la rate, le foie, le thymus, le corps thyroïde, les follicules clos de l'intestin, où ils se multiplient et se régénèrent par division *directe amitosique*.

Ce qui caractérise particulièrement le leucocyte, c'est sa *réaction tactile;* quand il rencontre un obstacle, il tend à s'y appliquer, à s'y étaler avec d'autant plus de force qu'il éprouve plus de résistance. Les leucocytes rampent de la sorte, par lents mouvements amiboïdes contre les parois des vaisseaux ; s'ils y rencontrent la plus petite ouverture — par exemple, l'in-

terstice que laissent entre elles deux cellules épithéliales — ils y passent d'abord un fin filament protoplasmique, un pseudopode, puis ils coulent tout entiers dans ce pseudopode et ils sont bientôt de l'autre côté, ayant ainsi traversé la paroi. Cette *diapédèse*, cette migration des leucocytes est toujours subordonnée à une action chimiotactique, à une excitation chimique, souvent lointaine, et analogue à celles que nous avons précédemment étudiées (p. 156).

C'est sous l'empire d'une influence chimiotactique positive que, pendant la digestion des matières grasses, les leucocytes pénètrent dans l'intestin, s'emparent, absolument comme l'amibe le fait des particules solides, des gouttelettes émulsionnées au milieu des matières alimentaires solubles, puis, d'après Richet, rapportent leur proie au système lymphatique où ils retournent après s'être gorgés de graisse. Il est plus difficile de comprendre comment les leucocytes abandonnent — dans les chylifères — les gouttelettes graisseuses qu'ils ont englobées. Néanmoins le fait semble bien acquis, puisque les cellules migratrices de l'intestin renferment des granulations graisseuses, qu'on retrouve ces cellules en train de revenir aux chylifères et, dans ces derniers vaisseaux, les leucocytes ne présentent plus de corps gras émulsionnés inclus.

Tel est le mécanisme de l'absorption ; on voit qu'il résulte uniquement, soit dans la dialyse des matériaux solubilisés, glucoses et peptones, soit dans la diapédèse chimiotactique des leucocytes, d'actions purement chimiques. Mais il ne faut pas méconnaître néanmoins que l'activité propre des éléments anatomiques intervient dans la transformation des peptones et peut-être dans l'absorption des graisses émulsionnées ou la synthèse de ces graisses dédoublées. L'absorption complète des produits de la digestion demande plusieurs heures ; mais cette durée est subordonnée à la présence de la barrière épithéliale. C'est pourquoi, si l'on supprime cette barrière, en injectant directement la substance à absorber (injection hypodermique) dans le tissu cellulaire, l'absorption est extrêmement rapide et l'effet s'en fait immédiatement sentir sur l'orga-

nisme, car le stade de généralisation est d'une durée uniforme et très courte (trente secondes environ).

4° Le milieu intérieur.

Nous venons de voir comment le milieu intérieur remplace, par l'apport alimentaire, les matériaux que les tissus lui empruntent, et maintient, par des approximations successives, sa composition sensiblement constante. Mais, avant d'aller plus loin et d'étudier cette composition et les variations qu'elle peut subir, il faut préciser ce que l'on doit entendre par *milieu intérieur*. Pour Cl. Bernard, à qui l'on doit cette expression, le milieu intérieur, c'est le sang. Pour la généralité des physiologistes, c'est aussi la lymphe qui baigne directement tous les éléments anatomiques, même ceux qui ont pour fonction de permettre la pénétration des substances venues de l'extérieur ou de faciliter l'élimination des déchets de fonctionnement. Le Dantec va plus loin. Pour lui, tout ce qui, dans l'organisme, « n'est pas substance plastique faisant partie d'un plastide fait partie du milieu intérieur, même les substances non plastiques qui sont incluses dans l'intérieur des éléments histologiques[1] ». La graisse qui s'accumule dans les tissus, les réserves d'amidon des tubercules et des rhizomes, et en général toutes les réserves nutritives, font donc partie du milieu intérieur. Cette notion est très importante, car elle permet de comprendre la signification de ces réserves nutritives dont nous aurons à examiner plus loin le mode de formation et de mobilisation. Il suffit, pour le moment, de l'avoir établie, pour interpréter le rôle du sang et de la lymphe, intermédiaires de tous les échanges entre l'extérieur et les tissus, que nous allons maintenant étudier.

Sans parler de l'hémolymphe ou sang des invertébrés, sorte de lymphe où l'hémoglobine, quand elle existe (et nous savons qu'elle peut manquer ou être remplacée par d'autres substances

1. *Op. cit.*, p. 221.

analogues, tétronérythrine, chlorocruorine, hémocyanine, etc.), est dissoute dans le plasma et non fixée par des éléments figurés, le sang des vertébrés est, ainsi que nous l'avons déjà vu, un liquide extrêmement complexe. Il est essentiellement composé de deux parties : une partie solide, formée d'éléments figurés, hématies ou globules rouges, leucocytes ou globules blancs, globulins ou hématoblastes, plaques de Bizzozero, corpuscules de Norris, etc., et d'une partie liquide, le plasma. C'est cette dernière seule qui nous intéresse ici, car c'est elle qui constitue réellement le milieu nutritif interne. Le sang est, chez les vertébrés, rouge à la lumière réfléchie, verdâtre et opaque par transparence; privé de ses éléments figurés, il est à peu près incolore. Sa densité, qui est, en moyenne, chez l'homme, de 1,055, varie avec la nature de l'apport alimentaire et du départ urinaire. Le sang artériel est moins dense que le sang veineux; celui du jeune que celui de l'adulte. Quelle que soit l'alimentation, sa réaction est toujours alcaline par suite de la présence du phosphate et du bicarbonate de soude qu'il contient; mais cette alcalinité peut augmenter légèrement par une nourriture alcaline, bien qu'une nourriture acide ne puisse jamais changer le sens de sa réaction.

Cette alcalinité lui confère sa saveur particulière; son odeur est due à des acides gras et d'autres principes mal connus que l'on retrouve dans la sueur, ce qui fait que ces deux liquides ont une odeur à peu près identique. Sa quantité totale, enfin, est de 5 à 6 litres chez l'homme adulte, et représente environ le treizième du poids du corps. Mais cette proportion est très variable. Voici, en effet, celles que donne Landois pour différents vertébrés :

Homme	1/13e
Chien	1/13e
Souris	1/12e
Lapin	1/20e
Chat	1/21e
Oiseaux	1/10e à 1/13e
Grenouille	1/15e à 1/20e
Poissons	1/14 à 1/19e

Ranke estime, en outre, que les poumons, le cœur, les artères et les veines renferment un quart du sang total, le foie un quart, les muscles un quart, et le reste du corps un quart.

Le tableau suivant[1] donne la composition globale du sang pour 1000, sans distinction de la partie figurée et de la partie liquide :

	FEMME.	CHEVAL.	CHIEN.	PORC.	BŒUF.
Eau	824,60	790,0	790,3	794,0	813,4
Hémoglobine et globulines	120,10	138,0	150,2	157,0	124,6
Fibrine	1,91	6,8			
Albumine et matières extractives diverses	44,79	55,8	59,5	48,8	62,0
Sels minéraux	8,62	9,4			

Le rapport de la partie solide à la partie liquide est, pour les animaux ci-dessus, la suivante :

	Partie solide.	Partie liquide.
Homme	350 à 420	580 à 650
Cheval	326	674
Chien	357	643
Porc	437	563
Bœuf	319	681

Quant à la composition des globules rouges, nous la donnons ici, d'après Gautier, pour différents animaux. Il importe de remarquer combien, dans la composition pour 1 000 à l'état sec des hématies, le stroma est peu important relativement à l'hémoglobine, ce qui fixe le rôle, essentiellement respiratoire, des globules rouges.

1. Langlois et de Varigny, *Éléments de physiologie*, p. 171.

	HOMME	CHIEN.	BŒUF.	PORC.	OIE.	COU-LEUVRE
Hémoglobine	904,0	865,0	700,0	712,0	626,5	467,0
Matières albuminoïdes et nucléine	86,5	125,5	268,0	234,0	364,0	458,8
Lécithine	5,35	5,9	18,5	32,6	4,6	8,5
Cholestérine	2,5	5,6			4,8	
Autres matières organiques	1,5	»	»	»	»	»
Matières minérales	Traces	»	12,0	24,2	»	65,0

Il nous faut examiner maintenant d'une manière plus complète la composition du plasma, c'est-à-dire de la partie liquide du sang, car c'est dans ce plasma que nous allons retrouver tous les matériaux alimentaires absorbés pour servir à la nutrition des diverses cellules de l'organisme.

Ce plasma est un liquide un peu visqueux, ambré, alcalin, salé, qui, abandonné à lui-même, se divise de nouveau en deux parties, la fibrine qui coagule, et le sérum qui contient, à l'état de dissolution, tous les autres matériaux du plasma.

Quel est le mécanisme du phénomène de la coagulation du sang ? Il est encore assez obscur. Divers auteurs, Denis, Hammarsten, Eichwald, Heynsius, Wooldridge, Lussana, etc., ont proposé des théories pour expliquer ce phénomène. Celle qui paraît aujourd'hui la plus acceptable est due à A. Schmidt. D'après cet auteur, la coagulation du sang est simplement due à la production de la fibrine, qui résulte elle-même de la combinaison de deux substances albuminoïdes coexistant dans le plasma, le *fibrinogène* et le *fibrinoplastique* ou sérumglobuline, sous l'influence d'un ferment spécial soluble, dont la production est entravée par le froid (0° C.) et les solutions salines et favorisée au contraire par le contact de l'air et des corps étrangers (les parois malades des vaisseaux agissent de la même manière que les corps étrangers), à l'exception des corps gras qui ne semblent pas agir sur la coagulation. Le ferment coagulant et le fibrinoplastique se forment aux dépens des leucocytes, dont le rôle semble encore ici considérable, et au

moment de la sortie des vaisseaux; il en résulte que le contact de l'air ou de ses germes, non plus que l'action de la température, n'agissent pas sur la coagulation, qui n'est dépendante que de la présence du ferment-fibrine. Ce qui le prouve, c'est qu'un mélange de fibrinogène et de fibrinoplastique ne se coagule pas tant qu'on n'y ajoute pas le ferment, d'ailleurs isolable. Les parois des vaisseaux sains n'ont pas non plus une action anticoagulante, bien que le sang ne se coagule jamais normalement dans les vaisseaux, puisqu'il suffit d'injecter un peu de ferment-fibrine dans une anse vasculaire saine pour obtenir immédiatement la coagulation. C'est pourquoi A. Gautier définit la coagulation : « La transformation du fibrinogène sorti des globules ou préexistant dans le plasma à l'état soluble et durant la vie en une substance qui devient insoluble et se change en fibrine en s'unissant aux sels de chaux du plasma sous l'influence du ferment-fibrine extravasé des globules blancs[1] ». Il en résulte que la fibrine doit être considérée, non comme une matière de synthèse nutritive ou un aliment, mais comme un produit excrémentitiel. Aussi la fibrine se montre-t-elle surtout abondante dans le surmenage, la fièvre, dans le muscle qui a beaucoup travaillé.

La coagulation est un phénomène constant, mais elle se produit plus ou moins rapidement. Presque instantanée chez les oiseaux, très rapide chez le cobaye, elle se manifeste au bout de deux à trois minutes chez le chien, trois à six minutes chez la femme, quatre à huit minutes chez l'homme, dix ou quinze minutes chez les bœufs, au bout de plusieurs heures, en hiver, chez le cheval. Il en est de même chez les *hémophiliques*, où le sang étant pauvre en fibrine, elle est retardée ou absente.

La fibrine, blanchâtre, élastique et translucide quand elle est humide (80 pour 100 d'eau), cassante et d'apparence cornée quand elle est sèche, est une matière albuminoïde qui renferme un peu de soufre, des phosphates de chaux et de magnésie, du carbonate de chaux, etc. Très soluble dans l'eau pure,

1. Cité par Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 208-209.

soluble dans une solution de sel marin, de sulfate et de phosphate de soude, elle se coagule par les acides. Le sang en renferme, en moyenne, 3 pour 100.

Nous savons que la fibrine résulte de la combinaison du fibrinogène et du fibrinoplastique sous l'influence d'un ferment-fibrine. Que sont ces substances ?

Le fibrinogène est très analogue à la fibrine; il est précipité par le sulfate de magnésie et le chlorure de sodium; sa solution trouble à + 55° C.; il existe dans le sang vivant en assez grande quantité. Le fibrinoplastique, sérumglobuline ou *hydropisine* (Gannal), est, au contraire, très peu abondant dans le sang vivant; il est insoluble dans l'eau pure, mais soluble dans l'eau, chargé d'air, d'oxygène et d'acide carbonique. On le rencontre aussi dans le sérum et dans les sérosités des épanchements de la plèvre, du péritoine, etc. Quant au ferment-fibrine, bien qu'il ait été isolé, on ne sait que peu de chose à son égard. Cependant, Pakelharing croit que, riche en CaO, il abandonne celle-ci qui se combine au fibrinogène. Arthus et Pagès attribuent également un rôle important aux sels de chaux qu'il contient.

Le sérum n'est que du plasma, moins le fibrinogène et le fibrinoplastique isolés par coagulation. Un litre de sang renferme de 450 à 525 grammes de sérum contenant de 88 à 95 pour 100 d'eau, laquelle tient en dissolution de nombreuses substances. Ces substances sont :

Des albuminoïdes et notamment de la *sérine*, matière très voisine de l'albumine de l'œuf; elle se trouble à 60° C. et coagule à 73°; mais il semble y avoir plusieurs sérines qui se distinguent par leur température de coagulation; l'acide chlorhydrique la transforme en syntonine, les alcalis caustiques en albuminate alcalin; 1 litre de sang en contient environ 50 grammes; du sérumglobuline ou fibrinoplastique (caséine de Panum), qui reste en excès dans le sérum après la coagulation. Il ne semble pas y avoir de peptones dans le sang normal, malgré que la digestion en jette des grandes quantités dans le torrent circulatoire, mais nous avons vu (p. 282) que ces pep-

tones se transforment très rapidement, puisque même dans les veines mésentériques on n'en trouve pas. A ces substances, il faut joindre un ferment saccharifiant, et, d'après Lépine, un ferment *glycolytique* qui détruirait le sucre, et enfin une *lipase*, ou ferment hydratant des graisses, récemment découvert par Henriot, ferment dont il ne faut pas confondre l'action avec l'action lipalytique qui appartient, d'après Cohnstein et Michaelis, aux globules sanguins; des graisses et des savons en petite quantité (1 à 2 pour 1 000) : oléates, margarates, butyrates, lécithine, cholestérine et son dérivé, l'acide phosphoglycérique. On y trouve aussi des graisses neutres en très fines gouttelettes, qui donnent au sérum un aspect laiteux, après une alimentation riche en corps gras ; des traces de glucose (1 pour 1 000) et de glycogène; des produits de dédoublement et d'oxydation (0,2 pour 1000), de l'urée en proportions variables, de l'acide urique, surtout chez les goutteux; des matières extractives, créatine, xanthine, hypoxanthine, guanine, acide hippurique, acide succinique, acide lactique, acide sarcolactique (sang des cadavres) et des leucomaïnes à toxicité marquée (R. Wurtz); enfin des sels minéraux (8 pour 1 000), parmi lesquels domine le chlorure de sodium (5 à 6 grammes par litre de sérum). On y trouve des phosphates, des chlorures, des carbonates, etc. A noter que le sérum est riche en soude, tandis que le globule l'est en potasse. D'après Hoppe-Seyler, le sérum du sang de l'homme contient les quantités des sels suivants pour 1 000 :

Chlorure de sodium	4,92
Sulfate de sodium	0,44
Carbonate de sodium	0,21
Phosphate de sodium	0,15
Phosphate de calcium et magnésium	0,73

Enfin, le sérum contient aussi de l'eau (90 pour 100) et des gaz ; 100 volumes de sang de chien, d'après Schœffer et Pflüger, renferment 1 à 2 volumes d'azote et d'oxygène, et 25 à 28 volumes de CO^2, ce qui achève de montrer le rôle différent du sérum et des globules, le premier contenant peu d'O et beau-

coup de CO^2, les seconds contenant beaucoup d'O et relativement moins de CO^2.

Le tableau suivant, d'après Hammarsten, résume ce qui précède et donne la composition générale de divers sérums pour 1 000 [1] :

	HOMME.	BŒUF.	CHEVAL.	LAPIN.
Globuline du sérum....... ...	31,0	41,7	45,6	17,9
Sérine et autres albuminoïdes.	45,2	33,3	26,8	44,4
Lécithine, graisses, savons, urée et matières extractives.	7,1	6,6	5,4	13,0 (pour les deux lignes)
Sels minéraux........	8,8	8,1	8,0	
Eau	907,9	910,4	914,0	924,8

Chez les invertébrés, la composition du sérum est beaucoup plus variable encore. Le sang n'y renferme, en général, que des leucocytes (c'est pourquoi on l'a désigné du nom d'*hémolymphe*), et la proportion des sels minéraux y est souvent plus considérable, tandis que celle des albuminoïdes semble, au contraire, plus faible, particulièrement chez les crustacés [2]. Enfin, nous avons vu précédemment que la couleur des pigments varie beaucoup, quoique le rôle physiologique de l'hémolymphe soit toujours fondamentalement identique à celui du sang des vertébrés.

La *lymphe* n'est que du sang, moins les hématies, et ce fait met bien en évidence le rôle fonctionnel différent que jouent ces deux liquides intérieurs. Par les hématies, en effet, le sang pare surtout à la fonction respiratoire; par la composition de son plasma et par la présence de nombreux leucocytes, la lymphe remplit probablement surtout une fonction nutritive. Elle provient, dans sa partie *plasmatique*, du plasma sanguin qui transsude à travers les parois des vaisseaux sous l'influence de la pression sanguine. Dans cette transsudation, les sels

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 201-202.
2. Cf. Heim, *le Sang des crustacés* (thèse de Paris, 1892).

passent dans les proportions où on les rencontre dans le sang, le fibrinogène et le fibrinoplastique dans la proportion des deux tiers et l'albumine ou la sérine dans la proportion de la moitié. Toutefois, dans la formation du plasma lymphatique, Heidenhain fait intervenir l'activité propre des cellules des parois des capillaires sanguins, dont il considère la lymphe comme une sécrétion. Le fait principal sur lequel il se base pour soutenir cette théorie est le suivant : quand on injecte des peptones, la pression sanguine baisse beaucoup; cependant les peptones passent à un état de concentration notable dans la lymphe ; ce n'est donc pas la pression qui peut, seule, déterminer ce passage [1].

Quant à l'origine des leucocytes que renferme en grande abondance la lymphe, il faut la chercher dans les glandes lymphatiques et dans les organes contenant une charpente de tissu adénoïde (muqueuse intestinale, moelle osseuse, rate). Ces cellules lymphatiques se détruisent d'ailleurs aussi bien dans la lymphe que dans le sang, puisqu'on trouve dans la lymphe comme dans le sang les éléments générateurs de la fibrine, lesquelles proviennent, nous le savons, de la destruction des globules blancs.

La lymphe renferme une partie solide — des leucocytes, des hématoblastes, quelquefois des hématies — et une partie liquide ou plasma, coagulable lentement en caillot mou. D'une odeur analogue à celle du sang pour chaque espèce, elle est salée et alcaline, mais plus faiblement que le sang. Sa quantité n'est pas encore bien connue et est d'ailleurs variable. Bidder et C. Schmidt l'estiment à la moitié de la masse du sang en vingt-quatre heures ; Gubler et Quévenne ont recueilli, chez une femme qui avait une fistule lymphatique, près de 6 kilogrammes de lymphe dans le même temps. Diverses causes augmentent sa production : l'activité des organes — et c'est ainsi que les mouvements musculaires actifs ou passifs l'augmentent beaucoup — l'élévation de pression des liquides inter-

1. Landois, *op. cit.*, p. 364.

stitiels et l'augmentation de la masse totale du sang (injection de sang, de sérum, d'eau, etc.).

Le plasma lymphatique a une composition très voisine de celle du plasma sanguin. Il renferme du fibrinogène, du fibrinoplastique, de la sérine, des sels, des matières extractives. Cependant, d'après R. Wurtz, l'urée y est plus abondante que dans le sang; il en est de même du glucose. Il renferme aussi des gaz, notamment de l'acide carbonique, mais moins que le sang veineux et plus que le sang artériel. Voici, d'après Hammarsten, la quantité, en volumes, de gaz pour 100 volumes de lymphe pure :

Oxygène	0,1
Azote	1,5
Acide carbonique	40,0

Voici, d'après Landois, la composition de quelques liquides lymphatiques :

	LYMPHE PURE.	LYMPHE CÉRÉBRO-SPINALE.	LIQUIDE PÉRICARDIQUE.
Eau	98,63	98,74	95,51
Fibrine	0,11	»	0,08
Albumine	0,14	1,16	2,46
Alcali-albumine	0,09	»	»
Matières extractives	»	0,08 (Matières extractives, Urée, leucine, etc., Sels minéraux)	1,26 (Matières extractives, Urée, leucine, etc., Sels minéraux)
Urée, leucine, etc.	1,05		»
Sels minéraux	0,88		»

D'après Hoppe-Seyler, la lymphe cérébro-spinale renferme une matière qui réduit la liqueur de Fehling, mais cette matière n'est pas du sucre, ni même peut-être, selon Halliburton, un hydrate de carbone. Notons, de plus, que la lymphe subit des variations assez notables de composition. C'est ainsi que celle qui sort des ganglions lymphatiques renferme plus de fibrine, d'albumine et de matières grasses que celle qui y entre.

Cent parties de cendres de lymphe contiennent :

Chlorure de sodium	74,85
Soude	10,36
Potasse	3,26
Chaux	0,98
Magnésie	0,27
Acide phosphorique	1,09
— sulfurique	1,28
— carbonique	8,21
Oxyde de fer	0,06

Ainsi, de même que pour le sang, la potasse et l'acide phosphorique prédominent dans les globules, le chlorure de sodium dans le plasma.

En résumé, le milieu intérieur, tel que nous venons de le définir, permet la vie des éléments histologiques, des plastides de l'organisme ; il doit donc leur fournir des substances d'entretien et recevoir leurs matériaux de déchet. La composition de ce milieu intérieur résulte donc de ses échanges avec le milieu extérieur d'une part, avec les éléments histologiques d'autre part ; elle est, par conséquent, d'autant plus complexe que l'être est plus élevé et que ses éléments histologiques sont plus différenciés. Les réserves nutritives, dont nous examinerons plus loin le mode de formation, tendent enfin à réaliser sa constance de composition, puisqu'elles ne sont mobilisées qu'au fur et à mesure des besoins. Mais si cette coordination cesse ou si des éléments étrangers (bactéries) apparaissent dans le milieu intérieur, la composition de ce milieu variant, certains plastides succombent, augmentant encore ainsi l'amplitude des variations, et l'organisme cesse de vivre [1].

5° Circulation générale.

En raison même des échanges chimiques divers auxquels il donne lieu, le milieu intérieur n'est pas immobile ; il se déplace constamment et peut ainsi soit offrir les substances Q néces-

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 222-223.

saires qu'il contient, soit entraîner les substances R inutiles ou nuisibles. Quand ce déplacement est continu et régulier, il constitue une fonction physiologique très importante pour la nutrition générale : la *circulation*.

La circulation existe chez tous les organismes, mais sous des formes plus ou moins compliquées. Chez les êtres monoplastidaires, elle est réduite au minimum ; peut-être se traduit-elle par les mouvements des granulations du protoplasma et consiste-t-elle en un déplacement de molécules, comme celui que l'on constate entre des solutions à concentration différente. Chez les plantes, la circulation existe aussi, mais elle y est subordonnée à la triple influence de la pression osmotique, de la capillarité et de l'aspiration produite par la transpiration et la chlorovaporisation.

Chez les métazoaires, au contraire, la circulation répond à une activité physiologique, qui entraîne l'apparition de l'appareil circulatoire. Chez les animaux inférieurs, cet appareil n'existe pas, ou tout au moins ne se distingue pas des systèmes digestif et respiratoire avec lesquels, du reste, il demeure en étroite connexion. Les annélides, cependant, montrent un appareil clos, dans lequel circule un liquide nutritif; cette circulation se fait, non plus sous l'influence de conditions mécaniques, mais par l'effet des contractions propres des parois de l'appareil circulatoire, c'est-à-dire des vaisseaux. A mesure que l'on remonte l'échelle zoologique, cet appareil se perfectionne, se complique; chez les mollusques, il y a déjà un organe moteur spécialisé, un *cœur* simple (une oreillette et un ventricule) et artériel, et c'est sous l'influence des contractions rythmiques de cet organe moteur que le sang va baigner les lacunes, d'où il gagne l'appareil respiratoire qui l'hématose avant de revenir à l'oreillette. Enfin, chez les vertébrés, la spécialisation s'achève et l'on voit successivement apparaître, à côté de la grande circulation qui va du ventricule gauche à l'oreillette droite, une circulation respiratoire ou petite circulation qui va du ventricule droit à l'oreillette gauche, une circulation lymphatique, et enfin des circulations veineuses particulières qui irriguent le

rein chez certains vertébrés (batraciens et reptiles), le foie chez d'autres (mammifères); ce sont les systèmes portes.

Ainsi, chez les vertébrés, l'appareil circulatoire se compose essentiellement d'un organe moteur, le cœur, et d'un système de vaisseaux, dont les uns portent le sang aux tissus, d'où les autres le ramènent. Entre ces deux sortes de vaisseaux, que leur fonction a histologiquement différenciés, existent des ramifications dont la paroi, réduite à une mince couche de cellules, permet les échanges osmotiques entre le sang et les liquides intercellulaires : ce sont les *capillaires*.

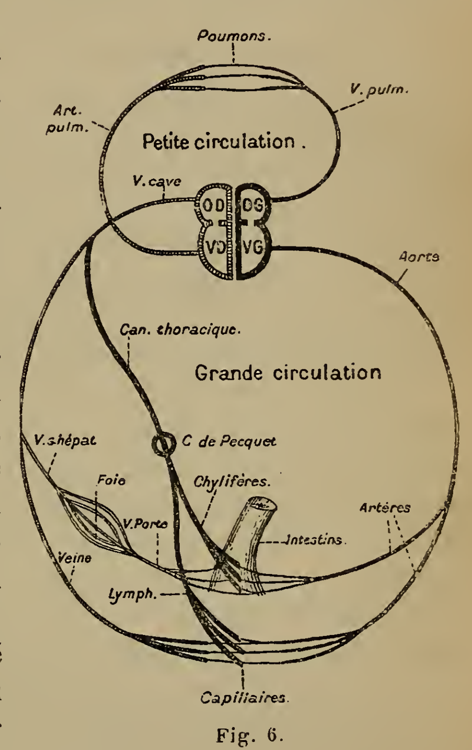


Fig. 6.

Avant d'examiner l'importance de cette fonction pour la nutrition générale, indiquons brièvement le schéma de la circulation chez l'homme et les mammifères, où elle est à son maximum de complication. Ce schéma peut être tracé comme il suit (fig. 6) : du ventricule droit, le sang veineux se rend aux poumons, où il s'hématose, par l'artère pulmonaire, et en revient par les veines pulmonaires à l'oreillette gauche : ce trajet constitue la petite circulation. Passé de l'oreillette gauche dans le ventricule gauche, le sang s'engage dans l'aorte qui se divise en haut en artères carotides, en bas et successivement en artères thoracique, abdominale et iliaque, qui irriguent tout le corps et se résolvent en capillaires. De ces capillaires naissent trois systèmes : le système veineux, qui aboutit aux veines caves, lesquelles débouchent dans l'oreillette droite, puis passent dans

le ventricule droit, complétant ainsi la grande circulation ; le système porte, qui commence aux capillaires de l'intestin, va, par la veine porte, au foie, où il se résout de nouveau en capillaires, et aboutit enfin à la veine cave inférieure par les veines sus-hépatiques ; enfin, le système lymphatique, qui commence, d'une part, aux capillaires (lacunes lymphatiques), d'autre part aux chylifères intestinaux. Ces vaisseaux se réunissent au réservoir ou citerne de Pecquet et forment le canal thoracique qui aboutit à la veine sous-clavière. Cette circulation lymphatique présente sur son cours non seulement des *ganglions*, mais encore des *cœurs lymphatiques* (batraciens et reptiles), qui sont les organes moteurs de cette circulation. L'existence de ces cœurs dérive de la quantité énorme de lymphe qui baigne les tissus des vertébrés inférieurs.

L'ensemble du système circulatoire est complètement clos, bien que, au niveau des capillaires, des échanges entre le sang et le plasma intercellulaire puissent se faire et se fassent. Il en résulte que, en dehors des produits des sécrétions internes qui y sont versées, le sang conserve des veines pulmonaires aux petites artères, c'est-à-dire dans l'arbre artériel, une composition constante, au point de vue nutritif et respiratoire. Au point de vue nutritif, il n'y a pas de doute, puisque les apports extérieurs arrivent tous à l'arbre veineux avant que celui-ci gagne l'oreillette droite. Mais, au point de vue respiratoire, en est-il de même? On croyait autrefois, en effet, que les combustions s'accomplissent dans le sang lui-même. S'il en est ainsi, la teneur du sang artériel en oxygène doit varier du cœur vers les capillaires. Or, il n'en est rien et les tissus seuls respirent, absorbent de l'oxygène et exhalent de l'acide carbonique. Voici un tableau emprunté à Quinquaud[1], qui montre, en effet, l'indifférence respiratoire à peu près complète du sang. Ce tableau donne la quantité, en centimètres cubes, d'oxygène absorbé par 100 grammes de différents tissus, en trois heures, et à la température de + 38° C.

1. Cf. *Bulletin de la Société de biologie*, 1890.

Muscles	23	centimètres cubes.
Cœur	21	—
Cerveau	12	—
Foie et reins	10	—
Rate	8	—
Poumons	7,2	—
Graisse	6	—
Os	5	—
Sang	0,8	—

Dans l'arbre veineux, qui va des plus petites veines au cœur (nous faisons abstraction, pour le moment, de la circulation pulmonaire), le sang subit, au contraire, différentes modifications, mais ces modifications résultent non des échanges qu'il accomplit durant ce trajet avec les tissus traversés, mais de l'apport de matériaux alimentaires diversement modifiés, qui lui est fait, d'une part, par les veines sus-hépatiques (système porte), d'autre part, par le canal thoracique (circulation lymphatique).

Il ressort de ce que nous venons de dire que les phénomènes qui conduisent le sang des veines pulmonaires au cœur et du cœur aux artérioles, et qui le ramènent des veinules au cœur et du cœur aux artères pulmonaires sont indépendants de la nutrition, bien que l'organe moteur et les vaisseaux conducteurs afférents ou efférents aient besoin, eux aussi, de se nourrir. Mais cette nutrition ne se fait pas différemment pour eux que pour tous les autres tissus, c'est-à-dire que le sang qui parcourt cet appareil différencié ne suffit pas à le nourrir, mais qu'il faut que les substances Q, dont ses éléments histologiques ont besoin, leur soient apportées par la transsudation capillaire ou par l'activité de l'épithélium de ces capillaires. Nous n'avons donc à nous occuper que de ces derniers phénomènes, après avoir donné quelques notions générales sur les conditions de la circulation.

L'organe moteur de la circulation est le cœur, muscle creux, à quatre cavités, chez les oiseaux et les mammifères, formé de deux cœurs simples accolés, cœur droit ou veineux et cœur gauche ou artériel, dont les deux cavités communiquent pour

le même cœur simple, mais ne communiquent pas avec celles de l'autre. Cet organe est successivement en mouvement ou contraction (systole) et en repos (diastole) et ces deux états se suivent d'une manière rythmique. La systole, à son tour, se décompose en deux temps; dans le premier, les deux oreillettes, dans le second, les deux ventricules se contractent. Le rythme cardiaque comprend donc : la systole auriculaire, la systole ventriculaire, la diastole générale. La simple inspection du schéma (fig. 6) donné précédemment fait comprendre comment ce rythme répond à l'arrivée et au départ du sang.

En effet, la contraction des oreillettes chasse le sang dans les ventricules, et la contraction des ventricules chasse le sang dans l'aorte et l'artère pulmonaire. Mais pourquoi se fait-il que, sauf les cas anormaux ou pathologiques, le sens de la circulation soit toujours le même ? L'invariabilité de ce sens dépend de pures conditions mécaniques que nous ne pouvons qu'indiquer ici, et qui se résument dans ces propositions, dont la valeur a été mise en évidence par les frères Weber : la circulation du sang est la conséquence de la différence de pression qui règne à l'intérieur des vaisseaux, et cette différence de pression est, à son tour, déterminée par l'action du cœur.

Et, en effet, d'après Chauveau, les pressions, en période de contraction ou systole, sont les suivantes pour le cheval :

Ventricule gauche....	+ 128 mm. de Hg.	
— droit..............	+ 25	—
Oreillette droite......	+ 2,5	—

Il y a donc une pression d'autant plus forte, que le muscle cardiaque est plus épais (ventricule gauche) et doit envoyer le sang plus loin. En période de repos ou de diastole, les pressions deviennent, au contraire, négatives, d'après Golz et Gaule :

Ventricule gauche.............	— 52 mm. de Hg.	
— droit...	— 17	—

Il y a donc dans ce cas pression négative, et, par conséquent, aspiration (vide post-systolique de Marey). Comme les

pressions et les dépressions se produisent toujours aux mêmes points, et que, d'autre part, les valvules sigmoïdes empêchent, après la systole ventriculaire, le retour du sang sous l'influence d'une dépression qui peut dépasser zéro, il est facile de comprendre que le sang suive toujours le même trajet. D'ailleurs, certaines autres actions agissent encore dans le même sens, notamment l'aspiration du thorax, dont le vide post-systolique n'est peut-être, d'après Langlois, qu'une des manifestations, la *vis a tergo* ou poussée produite par le sang qui vient *derrière* (par exemple, poussée du sang des capillaires sur les veines), et enfin l'élasticité des tuniques artérielles.

Chaque systole chasse, chez l'homme, environ 180 grammes de sang dans les artères. Il en résulte que, chez un individu de 70 kilogrammes, possédant 5 litres de sang, tout le sang du corps a passé par le cœur au bout de 28 systoles cardiaques ; en admettant que la révolution cardiaque dure 12 dixièmes de seconde (dont 3 en systole et 9 en diastole pour l'oreillette, 6 en systole et 6 en diastole pour le ventricule); on voit que le sang fait, en une heure, 110 fois le tour du corps. A cet effort correspond nécessairement un travail considérable (dont la durée est de 7 dixièmes du temps total), estimé par Marey à 60000 ou 70000 kilogrammètres par jour, soit le quart du travail total d'un individu.

La vitesse absolue du sang est variable; elle est de 50 centimètres par seconde, en moyenne, chez l'homme, dans l'aorte, de 30 à 40 centimètres dans les grosses artères, 10 dans les petites. Mais si la vitesse est plus grande dans les grosses artères, elle est beaucoup plus irrégulière et peut même être nulle dans les artères voisines du cœur, tandis qu'elle est constante dans les petites artères par suite de l'élasticité des grosses artères qui régularise le cours du sang. Chauveau a montré que, dans la carotide du cheval, la vitesse varie beaucoup de la fin de la systole ventriculaire (maximum) à la diastole (minimum) et passe de 520 à 140 millimètres par seconde. Plus le cœur bat fort et vite, plus aussi est grande la vitesse; mais différents facteurs peuvent modifier légèrement

ce résultat, comme le rétrécissement du cœur périphérique (artérioles contractiles) et les mouvements respiratoires (inspiration). Il en résulte néanmoins que, comme nous l'avons vu, le temps mis par le sang pour parcourir tout le corps dépend du nombre et de la capacité des pulsations cardiaques. Le tableau suivant donne, d'après différents auteurs (Hering, Vierordt, etc.), le temps que met le sang à parcourir le corps chez différents animaux :

Homme	30	secondes.
Chat, lapin	7	—
Chien	16	—
Cheval	31	—
Oie, canard	10	—
Poule	5	—

Le sang, lancé par la contraction cardiaque, entre dans les artères. Ce sont des vaisseaux composés de trois membranes ou tuniques : la première, externe et conjonctive; la seconde, conjonctive dans les grosses artères, musculaire et élastique dans les moyennes, et surtout musculaire dans les petites ; la troisième, interne et épithéliale. Les éléments contractiles de ces tuniques sont en relation avec des éléments nerveux qui dépendent surtout du grand sympathique, et sont, les uns, vaso-dilatateurs, les autres, vaso-constricteurs, et déterminent le *tonus vasculaire*, c'est-à-dire l'état de contraction variable des vaisseaux. Mais il semble aussi que le centre bulbaire et les centres médullaires soient capables d'agir sur ce tonus.

De la constitution histologique des artères dépendent leurs deux propriétés essentielles au point de vue de la circulation : l'une est physique, c'est l'élasticité qui transforme le jet intermittent produit par la contraction rythmique du cœur en un jet ou mouvement continu. Des parois élastiques sont donc surtout nécessaires aux grosses artères. Et, en effet, dans l'arbre artériel, le tronc est élastique et les rameaux sont musculaires. La contraction cardiaque produit, nous le savons, une augmentation de pression. Cette augmentation se propage de proche en proche avec une vitesse qui varie de 6 à 9 mètres

par seconde (vitesse qu'il ne faut pas confondre avec la vitesse de propagation du sang lui-même), et détermine une onde vibratoire, le *pouls*, que l'on ressent sur toutes les artères de quelque importance, mais que l'on perçoit de moins en moins à mesure que l'on se rapproche des petites artérioles. Ce pouls peut être représenté par une courbe dont la branche ascendante (diastole artérielle) répond à la systole cardiaque, et la branche descendante (systole artérielle) à la diastole cardiaque.

La seconde propriété des artères est la contractilité. Cette propriété règle la section des artères, et, suivant que, sous cette influence, l'artère se dilate ou se contracte, il y a conséquemment hypernutrition ou nutrition insuffisante des organes que ces artères irriguent.

La pression, comme nous l'avons vu, diminue des gros troncs aortiques aux artérioles, où cette pression n'est cependant jamais nulle. Les chiffres suivants donnent la pression artérielle moyenne de quelques animaux en millimètres de mercure :

Cheval	280	millimètres.
Homme	110-120	—
Chien	140-200	—
Lapin	90-100	—
Grenouille	20-30	—
Oiseaux de basse-cour	140-200	—
Couleuvre	70-80	—

Il faut remarquer que cette pression moyenne comprend deux éléments : l'un, invariable (le premier chiffre), qui est la pression avant le passage de l'onde sanguine (systole artérielle) ; l'autre (second chiffre), qui est la pression au moment du passage de l'onde (diastole artérielle) et qui dépend non seulement de la systole ventriculaire, mais aussi de l'élasticité des tuniques. Les artères, d'ailleurs, peuvent supporter des pressions bien supérieures à la pression normale. C'est ainsi que Gréhant et Quinquaud ont reconnu que la carotide de l'homme peut résister à une pression de 8 atmosphères.

Des artérioles, le sang passe dans les capillaires. Ces vais-

seaux se distinguent des artères et des veines en ce qu'ils ne possèdent pas de tunique élastique ou musculaire. Les petits vaisseaux qui se continuent immédiatement avec les capillaires ont une paroi propre dépourvue de structure. Les capillaires sont constitués par une seule couche de cellules endothéliales nucléées et très aplaties, et entre lesquelles existe une sorte de ciment, et quelquefois, d'après Arnold, de petites lacunes ou *stomates*, qui livrent passage aux leucocytes dans la diapédèse. Les capillaires sont élastiques et contractiles. Mais il est douteux encore, malgré les observations de Bremer et Waldeyer, que cette contractilité soit due à l'influence de terminaisons nerveuses; peut-être résulte-t-elle simplement de l'activité du protoplasma des cellules endothéliales. En raison de l'élasticité de l'arbre artériel et des cellules capillaires, il n'y a pas de pouls capillaire, sauf dans le cas d'obstacle à la circulation veineuse. On trouve normalement, cependant, le pouls capillaire chez le fœtus, parce que les artères n'y ont pas acquis leur élasticité, et chez le vieillard, parce que, au contraire, les artères ont perdu la leur par suite d'athérome. Enfin, la vitesse du sang, dans les capillaires, est très faible : 1 millimètre par seconde seulement, d'après Wolkmann. Cette vitesse est encore diminuée par la contraction, car, alors, le diamètre des capillaires peut devenir inférieur à celui des hématies, qui sont obligées de se déformer pour passer. Quant à la pression, elle y est plus faible que dans les artérioles; Ludwig et von Kries l'évaluent à 2 à 4 centimètres de mercure.

C'est au niveau des capillaires que se font les échanges entre le sang et le liquide intercellulaire ou lymphe. En raison de ces échanges, le sang est profondément modifié dans les capillaires, car il y perd des substances nutritives (sauf dans les capillaires des villosités) et de l'oxygène (sauf dans les capillaires pulmonaires), et il y gagne des substances de déchet. En un mot, le sang devient veineux.

Les veines sont constituées, comme les artères, par trois tuniques, mais les éléments élastiques et musculaires y sont beaucoup moins abondants, ce qui fait qu'elles ne restent pas

béantes quand on les sectionne; enfin, elles sont pourvues de valvules, sauf la veine porte.

Par suite des éléments musculaires de leurs tuniques (éléments disposés, le plus ordinairement, longitudinalement), les veines sont contractiles et surtout résistantes, puisque Wintringham a montré que la veine iliaque du bélier peut résister à 4 atmosphères, et la veine porte à 6. La vitesse du sang est faible dans l'arbre veineux (225 millimètres par seconde dans la jugulaire du chien), parce que l'aire du cône veineux est double de l'aire du cône artériel; il y a, en effet, généralement deux veines pour une artère. Par la même raison, la pression est très faible, 5 à 10 millimètres de mercure, et ne varie pas avec les phases de la révolution cardiaque, le cours du sang ayant été régularisé par l'élasticité artérielle. Aussi n'y a-t-il pas de pouls veineux, sauf quand le système capillaire est considérablement dilaté. Quant au *pouls veineux* de Potain, il semble résulter de la réaction de la systole auriculaire sur la pression du sang des veines voisines du cœur (jugulaire); elle ne fait pas refluer le sang, mais en retarde un moment l'arrivée[1].

Les causes de la circulation veineuse sont non seulement la *vis a tergo*, facilitée par les valvules et par les contractions musculaires, mais aussi l'aspiration diastolique de l'oreillette et l'aspiration thoracique respiratoire, et enfin, pour les régions situées plus haut que le cœur (tête), la pesanteur.

De la petite circulation, ou circulation pulmonaire, il n'y a rien de particulier à dire, sinon que la pression dans l'artère pulmonaire — qui porte le sang veineux du ventricule droit aux poumons — est de 10 à 30 millimètres de mercure seulement; en revanche, la vitesse y est la même que dans l'aorte, et comme, d'après Jolyet, il faut quatre fois moins de temps pour la circulation pulmonaire que pour la grande circulation, on peut en induire que la première emploie quatre fois moins de sang que la seconde. Enfin, les deux actes respiratoires — inspiration et expiration — agissent sur cette circulation, mais

1. Langlois et de Varigny, *op. cit*, p. 317.

d'une manière dichotomique en quelque sorte, l'inspiration favorisant la déplétion des artères pulmonaires, mais entravant celle du poumon, l'expiration favorisant l'évacuation du sang pulmonaire, mais entravant son arrivée au poumon.

Quant à la circulation sanguine du fœtus, elle est différente de celle de l'adulte non seulement par l'existence des artères ombilicales qui apportent le sang au placenta et de la veine ombilicale qui l'emporte, mais aussi par le fait qu'il y a mélange, au-dessus du foie, de sang hématosé et de sang désoxygéné, et que, en dehors de la tête, tout le corps est baigné par ce dernier. On sait aussi qu'il existe entre les deux oreillettes une communication ou *trou de Botal*, qui s'obture ensuite [1].

Il nous faut enfin, pour terminer, dire un mot de la circulation lymphatique, car le système lymphatique, qui est à la fois le réservoir nutritif des tissus et le *drain* chargé de recueillir le liquide interstitiel qui les baigne, doit être considéré comme une annexe de l'appareil circulatoire.

Aux capillaires lymphatiques, dont la paroi est constituée par une seule couche de cellules endothéliales et qui semblent naître des espaces étoilés des tissus de substance conjonctive (canalicules du suc) où la lymphe s'amasse peut-être sous l'influence de l'activité propre des éléments cellulaires, font suite les vaisseaux lymphatiques, à tuniques élastiques et musculaires (quelquefois lisses), contractiles, avec l'endothélium que nous avons signalé. Il existe probablement des nerfs vaso-constricteurs (nerfs mésentériques) et des corps vaso-dilatateurs des vaisseaux lymphatiques, agissant sur les éléments musculaires de leurs tuniques; mais cette action est encore mal connue. Sur le trajet de ces vaisseaux se montrent les *ganglions lymphatiques*, formés de follicules lymphatiques, dont les mailles de tissu réticulé sont remplies de lymphe et de cellules lymphoïdes, et d'une capsule conjonctive renfermant de nombreuses fibres musculaires lisses. Il y existe, en outre, des vaisseaux

1. W. Preyer, *Physiologie de l'embryon*, p. 76-80.

sanguins. Ces ganglions sont surtout les organes formateurs des cellules lymphatiques (leucocytes, phagocytes), mais la lymphe paraît y subir aussi diverses modifications ; en tout cas, ces ganglions renferment, d'après Frerichs et Stædeler, outre les éléments de la lymphe, de la leucine et de la xanthine. La circulation de la lymphe dans ces glandes est favorisée par les contractions des fibres musculaires de la capsule et des trabécules.

La circulation générale de la lymphe est déterminée non seulement par le cœur sanguin et la *vis a tergo*, par la contraction des muscles et l'aspiration des mouvements inspiratoires, mais aussi par les valvules en « nids de pigeon » que possèdent les vaisseaux lymphatiques et qui empêchent le liquide de refluer et, chez certains vertébrés à sang froid (grenouille) et aussi chez l'autruche, le casoar, l'embryon de poulet (Budge), par des *cœurs lymphatiques*, munis de valvules, de fibres musculaires striées et de ganglions nerveux spéciaux (ganglions de Waldeyer). La pression de la lymphe n'est enfin que de 11 millimètres dans le canal thoracique et sa vitesse seulement de 4 millimètres par seconde.

C'est la lymphe qui détermine les épanchements séreux, quand un obstacle s'oppose à la circulation en retour par les veines et les lymphatiques, car il se produit alors une transsudation exagérée de lymphe dans les tissus ; dans les cavités séreuses, l'abondance de la diapédèse peut donner à la lymphe transsudée les caractères du pus, en même temps que la composition de ces épanchements se modifie. Toutefois, en dehors des troubles de la circulation lymphatique, l'accumulation de la lymphe aqueuse (hydropisie) dans les interstices des tissus (œdème) ou dans les cavités séreuses (épanchements) peut être due à une transsudation exagérée du plasma à travers les parois des capillaires sanguins. Cette transsudation exagérée peut reconnaître trois causes principales : la *stase veineuse* ou obstacle un peu considérable à la circulation veineuse qui entraîne l'élévation de la pression sanguine ; la perméabilité exagérée des parois vasculaires, sous l'influence de modifications

physiques encore inconnues dans le protoplasma de l'endothélium (vaisseaux et capillaires), et, enfin, l'*hydrémie*, qui fluidifie le sang et favorise sa transsudation abondante et qui, de plus, comme l'a montré Conheim, altère la paroi vasculaire et produit à la longue sa perméabilité [1].

En résumé, la circulation amène à chacun des éléments histologiques — et par l'intermédiaire du liquide intercellulaire qui les baigne (lymphe) — l'oxygène et les matériaux nutritifs dont ils ont besoin; elle leur enlève, par le même intermédiaire, l'acide carbonique, les substances R et les produits de destruction qui peuvent être nuisibles au fonctionnement des plastides; elle véhicule les produits modifiés ou modificateurs des glandes à sécrétion internes, enfin, par les variations de calibre des vaisseaux artériels, elle agit puissamment sur la régulation de la température.

6° Phénomènes préparatoires à l'assimilation chez les végétaux.

L'ensemble des fonctions que nous venons de passer en revue, digestion, absorption, circulation — et aussi respiration — aboutit à la mise en contact direct des matières plastiques des éléments histologiques et des substances Q avec lesquels ils réagissent en donnant lieu aux phénomènes qui constituent leur vie élémentaire manifestée. Mais il s'en faut de beaucoup, comme nous l'avons vu par l'étude des protozoaires, que ces fonctions préparatoires à l'assimilation soient partout aussi compliquées que chez les animaux et surtout les vertébrés, où l'existence du système nerveux établit, entre tous les plastides, une synergie qui les rend, en apparence, indépendants des conditions purement physiques. Nous aurons à expliquer plus tard cette apparence. Si, contrairement à la méthode scientifique, nous avons commencé par l'exposé de ces fonctions préparatoires chez les êtres les plus différenciés, c'est que, dans le

1. Landois, *op. cit.*, p. 369-370.

résumé qu'il importe d'en donner avant de passer à l'étude de la fonction capitale de l'assimilation, nous voulions montrer ces phénomènes si complexes, dans leur nudité physico-chimique quand on les étudie chez les organismes où la synergie des plastides n'existe pas. Bien que beaucoup d'animaux inférieurs soient privés de système nerveux, c'est chez les plantes que nous allons examiner maintenant les fonctions préparatoires à l'assimilation, fonctions qui, tout en étant plus simples et mécaniques, n'en restent pas moins fondamentalement identiques à celles que nous venons de passer en revue chez les vertébrés. La comparaison qui résultera de cet examen mettra à même de comprendre ce qui est essentiel et général dans ces fonctions délicates, et ce qui est contingent et variable, ce qui résulte simplement de l'adaptation des espèces polyplastidaires à des conditions de vie particulières.

L'absorption des gaz se fait par les stomates, sous l'influence du protoplasma vivant pour l'oxygène (et peut-être l'azote libre), de la chlorophylle pour l'acide carbonique ; celle des solutions aqueuses par les *poils absorbants*, poils qui sont constitués par des prolongements parfois considérables des cellules superficielles de la racine, dont la fine membrane enveloppante joue le rôle de dialyseur. Le protoplasma de la cellule étant colloïde et les matières dissoutes cristalloïdes, il y a endosmose, et les liquides passent de l'extérieur à l'intérieur de la membrane cellulaire, c'est-à-dire dans la cellule. Peut-être y a-t-il aussi exosmose de certaines substances acides, comme tendraient à le prouver les phénomènes de dissolution que les radicelles produisent sur les plaques de marbre ; mais cette exosmose est toujours peu considérable. On désigne sous le nom de *sève brute*, le liquide qui résulte de cette osmose ; sa composition chimique est extrêmement variable et l'eau y tient naturellement la plus grande place.

Par des phénomènes osmotiques analogues, la sève brute passe des poils radicaux et des cellules superficielles de la racine aux cellules profondes de l'écorce, et enfin, à travers l'endoderme, aux faisceaux ligneux du cylindre central de la ra-

cine. C'est là, dans les faisceaux du bois, que la sève brute commence son ascension (sève ascendante). Cette ascension, ainsi que nous l'avons vu, se fait sous l'influence de trois facteurs : la force osmotique, la capillarité et l'aspiration due à la transpiration et à l'évaporation aqueuse.

Des faisceaux ligneux de la racine, la sève brute passe dans la partie ligneuse des faisceaux de la tige, puis des nervures foliaires qui la répandent par les éléments qui terminent leurs fines ramifications dans les cellules du mésophylle. Mais les vaisseaux ligneux laissent échapper en route une partie de la sève dans les tissus à travers les plaques à membranes latérales. Sur toute la hauteur du courant ascendant de la sève brute s'établissent de la sorte des dérivations secondaires qui en distribuent une partie dans les divers parenchymes et réduisent d'autant la quantité que reçoivent les feuilles.

Dans le parenchyme des feuilles, la sève brute subit de profondes modifications : elle *s'élabore*. A mesure qu'elle se concentre, qu'elle perd de son eau par l'effet de la transpiration et de la chlorovaporisation, elle reçoit en dissolution, d'une part, les hydrates de carbone qui résultent, sous l'influence de la fonction chlorophyllienne, de la polymérisation de l'aldéhyde formique (CH^2O); d'autre part, le glucose qui provient de l'hydratation et du dédoublement de l'amidon en réserve dans les chloroleucites. La sève ascendante apporte, d'ailleurs, elle-même, des nitrates et des sels ammoniacaux puisés dans le sol par la racine. Ces corps azotés se combinent aux hydrates de carbone pour donner d'abord des amides, puis des albuminoïdes, qui empruntent aux phosphates, aux sulfates, aux carbonates de potasse, de chaux, de magnésie, etc., véhiculés en solution par la sève brute, les différents principes minéraux essentiels, phosphore, soufre, etc., dont ils ont besoin.

Tous ces matériaux, dissous dans une petite quantité d'eau constituent la *sève élaborée*, véritable milieu intérieur analogue à la lymphe, car elle joue exclusivement, comme cette dernière, un rôle nutritif. Sa composition, variable d'ailleurs suivant le lieu et le moment où on l'étudie, se caractérise par l'abondance

du sucre (glucose) et par une faible quantité d'albumine et de matières minérales.

Cette sève, du parenchyme vert où elle a pris définitivement naissance, se répand dans les différentes parties de la plante par la voie des tubes criblés, éléments essentiels du liber. Ces tubes sont formés de cellules placées bout à bout et dont les cloisons cellulosiques de contact sont percées de nombreux trous. Chaque cellule de ces tubes est intérieurement tapissée d'une mince couche protoplasmique qui renferme une grande vacuole pleine d'un liquide hyalin. La partie adhérente aux cribles, plus épaisse, s'écoule à travers les pores, en formant des sortes de prolongements protoplasmiques; c'est par là que se fait le transport des matières élaborées. De proche en proche, la sève élaborée est ainsi amenée, par les tubes criblés, dans la tige où elle est en partie consommée sur place, en partie mise en réserve pour les développements ultérieurs, tandis qu'une troisième partie descend de la tige dans la racine. C'est à cette dernière partie seule qu'il convient de réserver le nom de *sève descendante*, que l'on donne quelquefois à tort à toute la sève élaborée [1].

« Ainsi s'établit, dans le corps entier de la plante, une sorte de circulation des liquides dont nous connaissons maintenant l'économie générale. La sève brute, constituée aux dépens des liquides que le sol renferme, monte par les vaisseaux ligneux de la racine jusqu'au bois de la tige. Le bois des nervures foliaires la répand dans le parenchyme de la feuille où elle s'élabore. Elle retourne alors à l'axe de la plante par le liber des nervures et celui de la tige elle-même, et c'est ce dernier qui la distribue sur tous les points où sa présence est nécessaire, par exemple, dans les méristèmes qui occupent les extrémités, en voie d'accroissement, de la tige et de la racine [2]. »

On voit quelle grande analogie existe entre les liquides inté-

1. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 868-869.
2. Daguillon, *op. cit.*, p. 375.

rieurs nutritifs des animaux et des plantes. Cela tient à ce qu'ils se sont formés sous l'empire d'une même nécessité dont la loi de H. Spencer est l'expression résumée. Les différences qui interviennent sont d'ordre secondaire et accessoire, car elles dépendent de l'état plus ou moins avancé de la spécialisation des plastides et de leur synergie, synergie qui est elle-même subordonnée à l'existence de plastides incomplets, c'est-à-dire, en dernier lieu, au degré et à l'étendue de la sensibilité chimique aux divers réactifs. Au fur et à mesure que cette sensibilité croît, les phénomènes qui aboutissent à la constitution du milieu intérieur se compliquent, et c'est pourquoi, chez les animaux, dont les éléments anatomiques revêtent une sorte de caractère parasitaire, un caractère d'étroite adaptation à des conditions chimiques définies (dont on a des exemples dans la physiologie des endoparasites), ces phénomènes atteignent leur maximum de complication. On ne peut nier le caractère très général de ces phénomènes, communs à tous les êtres pluricellulaires ; il était donc nécessaire, même dans un livre comme celui-ci, de les décrire sommairement avant de passer à l'étude de la synthèse assimilatrice.

7° La synthèse assimilatrice.

La synthèse assimilatrice ou assimilation est la fonction essentielle des organismes, celle qui distingue fondamentalement, comme nous l'avons déjà établi, les substances vivantes des corps bruts. Elle demande donc une étude attentive et minutieuse, et tout ce que nous avons exposé jusqu'ici peut être considéré comme uniquement destiné à en faire comprendre le mécanisme.

L'assimilation consiste en ceci : que des matières plastiques de plastides, placées dans des conditions favorables et en présence de substances définies pour chaque espèce, augmentent de masse, se *synthétisent*. C'est là un phénomène purement chimique, quoique spécial aux matières plastiques, et, comme dans toute réaction chimique, les composés en présence chan-

gent de nature, dans la synthèse assimilatrice, les substances qui entrent en réaction avec les matières plastiques (substances Q) se dédoublent pour ainsi dire en substances plastiques de synthèse, d'une part, et en matériaux résiduels ou de déchet, substances du terme R, d'autre part. On désigne parfois ces derniers sous le nom de *produits de désassimilation*.

Notons ici, de suite, sans nous arrêter encore à la loi de l'*assimilation fonctionnelle* que nous exposerons plus loin, que ce fait de la désassimilation semble avoir été jusqu'ici mal interprété. On dit, en effet, d'habitude, que, par exemple, le muscle qui fonctionne s'use. Cela n'est pas physiologiquement exact, car le muscle qui fonctionne *maigrit*, peut, par conséquent, *diminuer de poids*, mais il *augmente de masse vivante*, fibrillaire et contractile, comme le prouve l'état de muscles exercés, chez les athlètes notamment. L'amaigrissement du muscle, dans ce cas, indique l'utilisation, pour la croissance de ses matières plastiques, des réserves nutritives du milieu intérieur, tel que nous l'avons, avec Le Dantec, précédemment défini (p. 285). Le fonctionnement des éléments anatomiques est donc lié à la synthèse assimilatrice, et toutes les fois que ces éléments anatomiques se trouvent dans les conditions favorables, ils fonctionnent, et, en fonctionnant, ils font nécessairement la synthèse de leurs matières plastiques. Mais c'est avec raison que Le Dantec a insisté sur la distinction qu'il faut établir entre l'activité ou la vie des plastides isolés et celle des organismes complexes, car, chez ces derniers, des phénomènes synergétiques interviennent qui modifient du tout au tout l'interprétation des faits. Pour maintenir cette distinction, Le Dantec appelle *vie élémentaire manifestée*, l'activité des monoplastides dans les conditions favorables. Cette notion de la vie élémentaire nous est seule utile pour l'intelligence de la synthèse assimilatrice. Laissons donc, pour le moment, de côté, la notion de *vie* sur laquelle nous reviendrons ultérieurement.

L'activité, la vie élémentaire manifestée d'un plastide exige que ce plastide trouve, dans le milieu ambiant, les matériaux

convenables à la synthèse de ses substances plastiques. S'il en est ainsi, au bout d'un certain temps, la masse des matières plastiques du plastide considéré augmente, tout en restant identiques à elles-mêmes, puisqu'elles continuent à se comporter de la même façon à l'égard des réactifs (chimiotaxie, par exemple). En revanche, la nature du milieu a changé, puisque les substances Q qu'il contenait ont fait place en tout ou en partie aux substances du terme R. En désignant par *a* le plastide considéré, et par λ, la valeur de son augmentation pendant le temps T quelconque, on a donc :

$$a + Q = \lambda a + R.$$

C'est ce que Le Dantec appelle l'*équation de la vie élémentaire*[1].

Mais, ainsi que nous l'avons déjà indiqué (p. 60), les conditions favorables à l'activité des plastides sont exceptionnelles; d'autres conditions se rencontrent beaucoup plus fréquemment, comme il est facile de le prévoir, qui répondent à la destruction plus ou moins rapide du plastide, à la disparition de ses propriétés caractéristiques, à ce qu'on appelle improprement *sa mort*, puisque la mort du plastide est la transformation de son complexus chimique en un complexus différent, auquel il conviendrait, en conséquence, de donner un nom différent. Voici, d'après Le Dantec, les conditions dans lesquelles peut se trouver un plastide :

« Condition n° 1. *Vie élémentaire manifestée*, c'est-à-dire activité chimique dans un milieu où sont réunis tous les éléments nécessaires à l'accomplissement des synthèses que résume l'équation précédente.

« Condition n° 2. *Destruction*, c'est-à-dire activité chimique dans tout milieu autre que celui qui est nécessaire à la vie élémentaire manifestée. Cette destruction mène fatalement à la *mort* si les conditions ne changent pas avant que l'une des substances essentielles du plastide soit complètement détruite.

1. *Théorie nouvelle de la vie*, p. 107.

« Condition n° 3. *Vie latente,* c'est-à-dire indifférence chimique presque absolue ou destruction très lente. Ce n'est qu'un cas particulier de la condition n° 2[1]. »

Ce qui précède rend compte de la signification exacte de l'assimilation et des phénomènes qui en découlent (croissance, division, reproduction, etc.). Il nous faut maintenant pénétrer dans le mécanisne de cette fonction capitale et en examiner tout d'abord les conditions essentielles.

A. *Conditions de l'assimilation.* — Ces conditions sont de deux sortes. La première nous est indiquée par ce fait d'observation que du protoplasma de gromie, par exemple, détaché par la mérotomie, peut s'ajouter directement à la masse protoplasmique d'une autre gromie, sans qu'aucun phénomène digestif intermédiaire ait besoin d'intervenir. C'est là, comme dit Le Dantec, une *addition directe*. L'*addition indirecte*, qui se passe dans la digestion intracellulaire des protozoaires, nous montre de plus que l'assimilation peut se faire sans que les matières ajoutées au protoplasma soient identiques à lui. Nous devons donc en conclure que la première condition de l'assimilation est que la matière assimilable soit ou identique ou soluble dans le protoplasma qui assimile et miscible à lui.

La seconde condition de l'assimilation a été bien mise en évidence par les expériences de mérotomie.

Si l'on coupe d'un trait de scalpel, par *mérotomie*, une partie du réseau pseudopodique d'une gromie et qu'on l'abandonne à lui-même, on voit, au bout de quelque temps d'observation, l'aspect de ce réseau isolé artificiellement, de ce *mérozoïte*, se modifier sensiblement; les corps étrangers amenés au contact de cette masse n'y adhèrent plus et la tension superficielle augmente; les réactions que donnent les matières colorantes dans le protoplasma de la gromie entière changent et ne sont bientôt plus indépendantes de celles que produit le milieu ambiant. Nous ne sommes donc plus en présence du protoplasma de gromie.

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 128-129.

Il en est de même quand on opère sur un amibe. La partie du mérozoïte détachée du noyau *dégénère* aussi, mais plus lentement, de telle sorte que les phénomènes de digestion dont nous avons parlé précédemment ne s'accomplissent plus en totalité, surtout si la matière envacuolée est assez volumineuse. La réaction acide du contenu de la vacuole a bien encore lieu au début, mais elle cesse au bout d'un certain temps; quelquefois même, comme l'a constaté Balbiani, elle n'a pas lieu sensiblement quand le mérozoïte est très petit, tandis que cette *sécrétion* acide a toujours lieu et d'une manière continue chez les mérozoïtes pourvus de leur noyau. Il faut en conclure, ainsi que le dit Balbiani, que le noyau exerce une influence sur la sécrétion acide dans les vacuoles alimentaires.

Est-ce par une action à distance, une influence après coup, comme le pense B. Hofer? Nullement. Remarquons, en effet, qu'au commencement de la mérotomie, le mérozoïte, privé de noyau, se comporte absolument comme le mérozoïte nucléé à l'égard des particules alimentaires. Il y a diffusion acide. Mais cette diffusion, décroissant ensuite chez le premier, est continue chez le mérozoïte nucléé. Pourquoi? C'est que, dans le premier cas, la diffusion acide draine simplement toutes les matières acides diffusibles qui se trouvent dans le mérozoïte; quand toutes ces matières acides sont drainées dans la vacuole, si la digestion de la substance alimentaire envacuolée n'est pas complète, elle s'arrête, parce qu'il n'y a plus de matières acides diffusibles. Dans le second cas, au contraire, la diffusion draine non seulement toutes les matières acides diffusibles du protoplasma, mais encore celles qui se forment constamment pour maintenir la constance de composition du protoplasma du mérozoïte nucléé. Cette constance de composition du protoplasma du mérozoïte nucléé en état de vie élémentaire manifestée résulte de ce fait que, au bout d'un temps T, le même protoplasma donnera la même réaction acide *a* dans le suc de la vacuole et dissoudra le même poids de la matière ingérée; d'où il résulte que la réaction du protoplasma ne change pas et reste indépendante de la réaction propre du mi-

lieu ambiant[1]. Il n'en est plus ainsi dans le protoplasma du mérozoïte dépourvu de noyau, puisque, comme nous l'avons vu, l'acidité étant décroissante, ce protoplasma ne sera plus capable de donner, au bout d'un temps T, une acidité *a* et de dissoudre un poids *p* du corps ingéré. On est donc conduit à admettre que si le mérozoïte nucléé donne une diffusion acide continue, tandis que le mérozoïte sans noyau ne donne qu'une diffusion acide limitée et décroissante, c'est que le noyau joue un rôle dans la production des matières acides diffusibles, et, par conséquent, dans le maintien et l'invariabilité de la composition du protoplasma.

Cette conclusion est corroborée par les recherches de Balbiani, de Verworn, de B. Hofer, etc., sur la régénération des mérozoïtes nucléés. Balbiani a montré que la présence d'un noyau suffit même à assurer la régénération du plastide tout entier avec sa forme et ses réactions spécifiques. Au contraire et dans tous les cas, les mérozoïtes privés de noyau, quelque volumineux qu'ils soient, changent de composition, de propriétés et dégénèrent. Or, pour qu'un mérozoïte nucléé régénère le plastide complet, avec les réactions caractéristiques de son espèce, il faut qu'il puisse produire, à l'aide de matériaux différents, préalablement rendus miscibles ou solubles, des substances pareilles à celles du protoplasma considéré, en un mot, *assimiler* (*ad similare*). Puisque le mérozoïte sans noyau est incapable de cette assimilation, c'est que la présence du noyau est une des conditions nécessaires à cette assimilation. Le Dantec dit, avec raison, à ce propos : « C'est seulement grâce à cette assimilation, qui fait que l'amibe d'aujourd'hui est semblable à l'amibe d'hier, qu'on peut parler des *propriétés spécifiques* des amibes ; c'est grâce à cette assimilation que l'on connaît le déterminisme physiologique : tel plastide, dans telles et telles conditions, réagit *toujours* de telle et telle manière[2]. »

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 88-89.
2. *Op. cit.*, p. 88-89.

En résumé, les deux conditions essentielles de l'assimilation sont, d'une part, identité (addition directe), ou solubilité et miscibilité (addition indirecte) des matières assimilables; d'autre part, présence du noyau dans les plastides nucléés. L'ensemble des phénomènes nutritifs préparatoires (respiration, digestion, absorption, circulation, etc.), tend à réaliser, comme nous l'avons vu, la première condition; l'intégrité morphologique de la cellule, comme la mérotomie nous l'a montré, à réaliser la seconde. Comment, sous l'influence du noyau, les matières rendues solubles et miscibles du protoplasma vont-elles se transformer en ce protoplasma lui-même, dont elles augmenteront la masse sans changer les propriétés? Quel est, en un mot, le mécanisme de la synthèse assimilatrice?

B. *Théories de Delage et de Haacke.* — Pour comprendre ce qui suit, il serait nécessaire de donner une description aussi complète que possible de la constitution morphologique et des propriétés histochimiques de la cellule vivante. Mais cette description nous entraînerait beaucoup trop loin, et nous sommes obligé de renvoyer aux ouvrages spéciaux de cytologie[1]. Au reste, ce que nous avons indiqué de cette constitution (p. 4 et suiv.) suppléera, avec les figures schématiques ci-contre (fig. 7 et 8), aux détails que nous ne pouvons fournir ici.

Ajoutons cependant que, au point de vue physiologique, un rôle particulier semble dévolu à chacune des parties du cytoplasma. D'après Strassburger, la partie fibrillaire ou filaire, le *kinoplasma*, a un rôle formatif, la partie hyaline et amorphe, ou *hyaloplasma*, un rôle nutritif. Flemming admet aussi que la partie fibrillaire est contractile et vivante, tandis que la partie hyaline est inerte. Brass, enfin, croit que, dans les cellules ovulaires particulièrement, la partie périphérique, dépourvue de granulations, plus dense et hyaline, celle qui, dans la cellule végétale, est accolée à la façon d'un tapis contre la paroi cuticulaire cellulosique (fig. 7), est le *plasma contractile;* la

1. Consulter : Henneguy, *Leçons sur la cellule;* O. Hertwig, *la Cellule et les tissus;* Y. Delage, *Hérédité*, première partie, et *Zoologie*, t. Ier; M. Duval, *Précis d'histologie*, etc.

partie médiane est le plasma *respiratoire*, et la partie qui entoure immédiatement le noyau, est proprement le *plasma nutritif.* Ces spécialisations fonctionnelles sont, il faut bien le dire, purement théoriques.

Tout le cytoplasma a une réaction légèrement alcaline; mais cette réaction tient surtout à la prédominance, au point de vue de la masse, de l'hyaloplasma formé de globulines, lesquelles

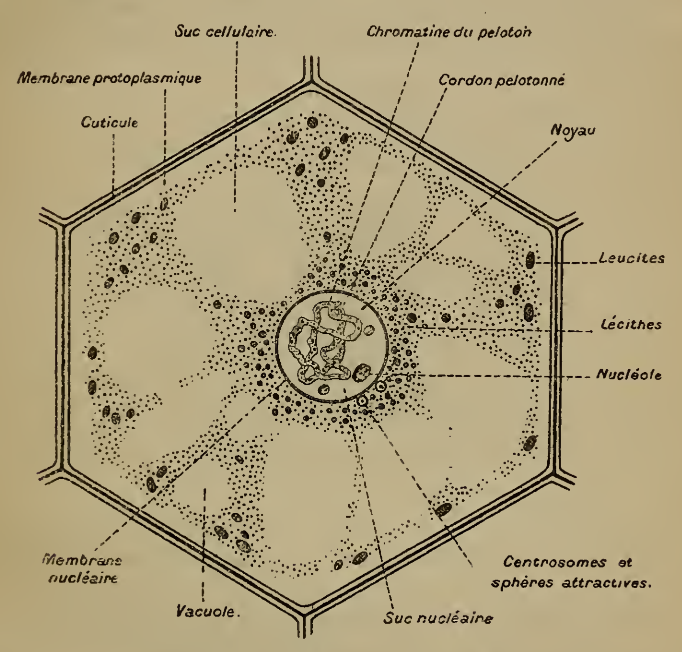


Fig. 7. — Constitution de la cellule.

sont des albuminoïdes dépourvus de phosphore. Les parties figurées contiennent, au contraire, des nucléo-albumines, substances phosphorées. Ces nucléo-albumines donnent donc une réaction acide, mais cette réaction histochimique est masquée par celle, plus franche, des globulines. Le suc cellulaire qui s'accumule dans les lacunes et les vacuoles du cytoplasma, a, au contraire, une réaction franchement acide.

Le noyau, qui, suivant O. Hertwig, occupe le centre de gravité de la cellule, présente des réactions acides, surtout la

chromatine des nucléomicrosomes et la pyrénine des nucléoles (fig. 8). Il en est de même de la matière des centrosomes. Cette réaction ne semble, cependant, pas celle du suc nucléaire, liquide aqueux tenant en dissolution des albuminoïdes précipitables par les acides, et qui paraît avoir une réaction basique. Au point de vue physiologique, presque tous les auteurs s'accordent à attribuer à la chromatine et à la paranucléine le rôle essentiel dans les fonctions du noyau. Brass, toutefois, considère le nucléoplasma achromatique (linine) comme la substance active. Quant à la chromatine, elle serait une simple réserve nutritive. Il a vu, en effet, la chromatine se résorber peu à peu dans les cellules en état d'inanition, et se reformer dès que l'alimentation reprend son cours normal [1]. Mais il est facile de comprendre que cette interprétation du rôle de la chromatine est erronée. En effet, les cellules inanisées sont à la condition n° 2 ; elles se détruisent, et, par conséquent, leurs matières plastiques disparaissent peu à peu ; mais quand on fournit à ces cellules la condition n° 1, la chromatine, si elle n'a pas entièrement disparu, se reforme nécessairement par synthèse assimilatrice.

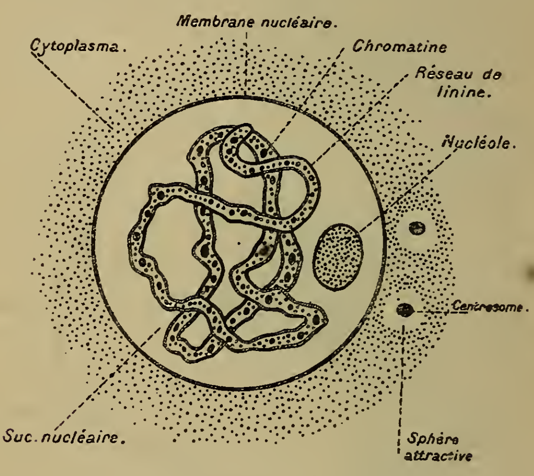


Fig. 8. — Constitution du noyau au début de la prophase.

1. Delage, *op. cit.*, p. 37, note.

L'état avancé de différenciation des divers organites de la cellule et la persistance de l'individualité de ces organites, prouvent péremptoirement que la synthèse des substances plastiques spécifiques de ces divers organites se fait localement, puisque chacun de ces organites conserve sa structure et ses réactions propres au cours de la vie élémentaire manifestée. A cet égard, la cellule végétale à chlorophylle ne paraît se distinguer en rien de la cellule animale la plus différenciée. Dans la cellule végétale, l'énergie emmagasinée par les corps chlorophylliens est directement utilisée à la synthèse des hydrates de carbone. Comme nous l'apprend l'étude des végétaux incolores et spécialement des saprophytes, toutes les synthèses ultérieures, et en particulier celles des albuminoïdes, sont le fait de l'activité propre du protoplasma, ainsi que Van Tieghem l'a signalé, et cette propriété appartient aux matières plastiques animales aussi bien qu'aux végétales, quoique les premières, en vertu de leur étroite adaptation, ne soient pas capables de synthèses aussi étendues. Mais, dans tous les cas, il y a synthèse, puisque, dans les circonstances les plus strictes, des cristalloïdes (peptones) sont transformés en colloïdes (albuminoïdes), et que le protoplasma animal, ne trouvant pas, en dehors de l'addition directe, de substances identiques à ses propres substances plastiques, est obligé de rendre semblables à elles, d'assimiler (*ad similare*) les matériaux plus ou moins différents du milieu nutritif.

Puisque les organites de la cellule conservent leurs réactions spécifiques, leur individualité, au cours de la condition n° 1, chacun d'eux assimile pour son compte et fait la synthèse exclusive des substances qui lui sont propres. C'est ici qu'intervient une hypothèse dont la paternité est due à Y. Delage[1]. La cellule, le noyau et peut-être le cytoplasma, sont limités par des membranes plus ou moins nettes et isolables. De Vries admet également que les vacuoles ont une paroi différenciée (tonoplaste). On peut donc supposer que toute partie indivi-

1. *Op. cit.*, p. 750-753.

dualisée de la cellule est limitée par une membrane formée par la couche périphérique plus ou moins différenciée au contact du milieu ambiant, ce qui explique alors pourquoi les divers organites de la cellule (nucléoles, cordon, centrosomes, chromosomes, microsomes, fibrilles, etc.) ne se dissolvent pas dans le protoplasma et y conservent leur individualité. Cette hypothèse des membranes, jouant le rôle de dialyseurs et renfermant à leur intérieur des matières suffisamment fluides pour permettre les échanges osmotiques, n'est peut-être pas indispensable, car on peut aussi croire, avec Butschli, que ces organites ne sont miscibles ni à l'eau, ni au cytoplasma, ni entre eux, et, au point de vue des approximations, cela revient au même.

Cette hypothèse des membranes admise, l'assimilation cellulaire se comprend d'elle-même en partant de ce principe que « les actes multiples dépendant de la fonction nutritive concourent tous à *rapprocher* progressivement les substances alimentaires de celles qu'elles doivent remplacer dans les cellules[1] ».

Et, en effet, le sang, dont nous avons vu le mode de formation et la constitution complexe, laisse transsuder à travers les parois des capillaires un liquide plasmatique qui occupe les espaces intercellulaires et baigne, par conséquent, les cellules. Ce liquide rencontre d'abord la membrane cellulaire qui le sépare du suc cellulaire. « Cela constitue, dit Y. Delage[2], un appareil dialyseur, et, comme dans tout appareil de ce genre, la nature des substances osmosées dépend de trois facteurs : le liquide extérieur, le liquide intérieur et la nature de la membrane. Le liquide extérieur est ici une constante, puisqu'il est le même ou à peu près dans tout l'organisme, mais le liquide intérieur varie avec la nature de la cellule et l'on peut bien admettre qu'il en est de même de la membrane. Il est bien probable aussi que ces deux facteurs concourent en-

1. *Op. cit.*, p. 753.
2. *Op. cit.*, p. 755-756.

semble au résultat, que la membrane laisse passer et que le suc cellulaire attire, de préférence, les substances analogues à celles que contient la cellule ou aptes à se transformer en substances semblables à celles-ci. Le liquide qui a franchi cette première barrière est donc plus voisin des substances cellulaires que n'était le plasma sanguin ; et là, à l'intérieur de la cavité cellulaire, il subit, en présence des substances qu'il rencontre, des modifications chimiques et réciproquement modifie ces substances sous quelques rapports.

« Ce qui s'est passé là, entre le plasma sanguin et le suc cellulaire par l'intermédiaire de la membrane cellulaire, doit se passer entre le suc cellulaire et le noyau par l'intermédiaire de la membrane nucléaire. Il n'est pas trop hardi d'admettre que le suc cellulaire est plus analogue au suc nucléaire que n'était le plasma sanguin, ni que la membrane nucléaire trie les substances autrement que n'avait fait la membrane cellulaire et laisse passer de préférence les substances analogues à celles du noyau ou propres à devenir identiques à elles, ni enfin que le suc nucléaire concourt au même triage en attirant les substances convenables de préférence aux autres. Des réactions réciproques se produisent ici aussi entre les substances nouvelles introduites dans le noyau et celles qui s'y trouvaient déjà. »

Delage, à la page suivante, continue :

« Si vraiment toutes les parties différenciées de la cellule sont formées d'une enveloppe *relativement* solide et d'un contenu *relativement* liquide, possédant ces qualités physiques à un degré simplement suffisant pour que l'enveloppe puisse accomplir les fonctions d'une membrane osmotique et que la substance intérieure puisse permettre les échanges osmotiques à travers cette membrane, dès lors les phénomènes précédemment décrits se poursuivent jusqu'aux derniers éléments et ne laissent point de résidu inexpliqué. Que ce soit le nucléole ou le centrosome, un granule cytoplasmique ou un microsome nucléinien, la chose se passera de la même manière : sous l'action combinée de la membrane qui ne laisse passer que cer-

taines substances et du liquide intérieur qui n'en attire que certaines aussi, il n'entrera dans la cavité de l'organe que ce qui sera exactement convenable pour remplacer ce que l'*usure fonctionnelle*[1] aura détruit.

« Ici, comme dans tous les cas précédents, il n'y a pas seulement dialyse et triage des produits tout formés, mais modification continuelle de ces produits par les réactions qui s'établissent entre les substances nouvellement apportées et les anciennes. Le plasma sanguin contient tous les éléments chimiques nécessaires à la réfection des substances cellulaires, mais mélangés et engagés dans des combinaisons différentes. La cellule est un ensemble d'appareils dialyseurs renfermés les uns dans les autres, dont chacun opère le triage des substances nécessaires dans sa circonscription et prépare celui qu'auront à continuer les dialyseurs situés plus profondément. »

Nous avons fait cette longue citation, parce que cette théorie nous semble avoir une grande importance. On ne s'explique pas autrement la signification de ces membranes, et ce fait bien constaté qu'un noyau nu dégénère et meurt vient évidemment à l'appui de cette opinion que les membranes sont destinées à régler le jeu des échanges osmotiques. Il n'y a là, d'ailleurs, aucune nécessité téléologique, attendu que le triage osmotique qui s'accomplit est entièrement subordonné non seulement à la nature du liquide intérieur, mais aussi à la constitution physico-chimique de la membrane, qui est elle-même le résultat de la sélection, toute cellule ne possédant pas une membrane capable de laisser passer les substances convenables et d'arrêter les nuisibles, ayant nécessairement disparu.

Mais en même temps que s'opère cette endosmose *assimilatrice*, une exosmose *éliminatrice* se produit en sens inverse et pour les mêmes raisons, poussant peu à peu vers la périphérie tous les matériaux détruits ou inutiles de la cellule. De

1. Voir plus loin : *Loi de l'assimilation fonctionnelle* (p. 329).

telle sorte qu'il existe deux courants osmotiques, l'un distribuant les matériaux utiles suivant un *processus d'approximations progressives*, l'autre réunissant, au contraire, les matériaux usés pour les déperdre dans le milieu ambiant.

Mais ces approximations successives, qui rendent compte de la première condition de l'assimilation, miscibilité et solubilité des matières introduites, ne sont que des approximations, c'est-à-dire une *solution approchée*, et n'expliquent nullement, en définitive, comment il se fait, par exemple, qu'un herbivore trouve dans sa nourriture, et seulement par approximations, si nombreuses et précises qu'elles soient, le protoplasma contractile de ses muscles et les éléments fibrillaires de ses cylindraxes, puisque ces substances plastiques n'existent pas dans les aliments dont il se nourrit. De même la graisse d'un animal auquel on donne des tourteaux de ricin ne renferme nullement d'acide ricinoléique, mais seulement les acides gras que la graisse de tout animal de son espèce contient normalement. Puisque chaque être, quelle que soit la nature des aliments qu'il ingère, fait des substances différentes de celles qu'il ingère, et toujours de l'espèce particulière qui lui est propre, il faut bien qu'il y ait autre chose qu'une approximation et que des transformations chimiques plus profondes s'accomplissent.

La théorie de Delage montre le triage que fait chaque cellule dans le milieu nutritif commun, et chaque élément de la cellule dans le liquide qui les baigne. Mais elle n'explique pas que la nature et les réactions des substances plastiques propres à une espèce donnée restent constantes, alors que les éléments, à l'aide desquels ces substances s'accroissent, sont voisins, mais différents d'elles. Elle n'explique pas non plus pourquoi le noyau est nécessaire au phénomène ultime de l'assimilation, c'est-à-dire à la production de substances identiques à des substances plastiques données, puisque les organites de la cellule sont individualisés, et que chacun d'eux assimile pour son propre compte ; or, un fait est certain : l'élaboration, par un plastide donné, de substances plastiques tou-

jours sensiblement les mêmes[1], quelle que soit la différence, avec ces substances, des éléments nutritifs qu'il ingère.

La condition nécessaire de cette élaboration n'est pas moins certaine depuis les expériences de mérotomie : la présence du noyau, qui permet la synthèse assimilatrice qu'impose la différence entre les éléments fournis et les substances produites.

Comme nous l'avons vu précédemment (p. 35 et 115), nous ne savons presque rien de l'élaboration des substances azotées et particulièrement des albuminoïdes, et toutes les tentatives de synthèse de ces matières, extrêmement intéressantes au point de vue chimique, ne nous apprennent cependant pas grand'chose du processus que suit la cellule vivante. Il ne s'agit pas, d'ailleurs, seulement de l'élaboration de toutes pièces, à l'aide d'éléments minéraux, des albuminoïdes, telle que la produit la cellule verte; il s'agit aussi de ces transformations moins étendues, mais très importantes, qui changent les peptones en albuminoïdes nouveaux, et ces derniers en albuminoïdes spécifiques. Or, les procédés de la synthèse artificielle ne nous apprenant rien des procédés de la synthèse assimilatrice, nous sommes obligés de tirer nos inductions de la constitution chimique et morphologique même de cette cellule.

Verworn[2] et Haacke ont émis, à ce sujet, une hypothèse qui serre de plus près que les théories précédentes les phénomènes intimes de l'assimilation. Voici l'exposé de celle de Haacke, très voisine de celle de Verworn, exposé que nous empruntons à Y. Delage[3].

1° La substance nutritive A, venue du dehors et entrée dans la cellule par osmose, s'unit à la partie amorphe du cytoplasma C, qui intervient seule tout d'abord en raison de son degré moins élevé d'organisation, de son approximation plus grande par conséquent avec la substance nutritive A. Cette

1. Nous avons vu précédemment (p. 11-12) quelles sont les modifications déterminées par l'adaptation.

2. *Allgemeine Physiologie*, chap. III.

3. *Op. cit.*, p. 62, note.

union donne naissance à une substance nouvelle C', qui se dédouble en cytoplasma amorphe primitif, mais en quantité plus grande, par exemple 2C, et en une substance nutritive dérivée de A, mais modifiée, A'. Ces transformations successives peuvent s'exprimer par l'équation suivante :

(1) $$A + C = C' = 2C + A'.$$

2° Cette substance A' pénètre, par approximation, dans le noyau, où elle s'unit au nucléoplasma N, pour donner une substance nouvelle N', qui, par le même processus que précédemment, se dédouble en nucléoplasma 2N, plus une substance nutritive modifiée de nouveau A''. C'est ce qu'exprime cette équation :

(2) $$A' + N = N' = 2N + A''.$$

3° La substance nutritive A'' repasse alors dans le cytoplasma P (sans doute par exosmose) et le transforme en une nouvelle substance P'.

(3) $$A'' + P = P'.$$

4° Enfin ce cytoplasma nouveau P' se combinant avec l'oxygène de la respiration O, se transforme en une substance dérivée P'', qui se dédouble en 2P, identique au cytoplasma primitif, et en matières E, qui représentent les excreta de la cellule.

(4) $$P' + O = P'' = 2P + E.$$

Bien que très schématique et n'expliquant pas d'ailleurs pourquoi les combinaisons de C', N', P'' se dédoublent, la théorie de Haacke nous met cependant sur la voie d'une explication admissible de la synthèse assimilatrice, à la condition qu'on y ajoute quelques explications nécessaires.

Rappelons d'abord que Kossel, Zacharias et Altmann ont cherché à expliquer les différences de réaction chimique que manifestent les divers éléments de la cellule, par la combinaison de certains albuminoïdes de cette cellule avec l'*acide nucléique,* formé lui-même d'acide phosphorique et d'une base

azotée, probablement des *leucomaïnes xanthiques* (adénine, sarcine, xanthine, etc.) et notent ce fait que plus la matière vivante est riche en phosphore, plus aussi elle montre d'activité.

De cette constatation, qu'aucune observation positive n'infirme, il est permis de conclure que si le noyau joue un rôle indispensable dans la synthèse assimilatrice, c'est qu'il est plus riche en phosphore acide qu'aucune des autres parties de la cellule. Ce qui le prouve, d'ailleurs, c'est que, chez les plastides dépourvus de noyau (monères, levures, algues bleues?), les mérozoïtes ne dégénèrent pas, et que ces organismes élémentaires renferment, comme l'ont montré les expériences de Krasser, une proportion notable d'acide nucléique. Le noyau n'agit donc pas en tant que noyau; il n'est qu'un organe différencié et n'a d'influence sur la synthèse assimilatrice que parce qu'il renferme les parties les plus riches en acide phosphorique.

Les approximations osmotiques amènent en contact avec ces parties des matériaux miscibles à l'eau et au protoplasma, ou, pour mieux dire, aux substances plastiques. Bien que nous ne sachions pas exactement comment le phosphore est combiné aux bases azotées et aux albuminoïdes, il n'est pas invraisemblable d'admettre que sa combinaison est analogue à celle de la glycérine dans les graisses neutres. En hydratant ces graisses, on les dédouble en leurs éléments constitutifs. Or, les matières qui arrivent en contact avec les substances phosphorées du noyau sont toutes hydratées (peptones et similaires), et, d'autre part, l'acide phosphorique est très avide d'eau. Peut-être l'acide phosphorique s'empare-t-il de l'eau de ces peptones, mais par le fait même, il les polymérise, c'est-à-dire qu'il les transforme en albuminoïdes vrais, et les albuminoïdes ainsi formés sont, dans chaque cas, identiques aux albuminoïdes spécifiques du plastide considéré, en vertu non seulement de l'osmose préalable et des réactions conséquentes qui ont pu se produire dans le suc cellulaire ou le cytoplasma, mais aussi de l'état de l'acide phosphorique et par suite de

son pouvoir déshydratant. L'hydratation de l'acide phosphorique a sans doute pour conséquence la mise en liberté des bases azotées avec lesquelles il est combiné et qui diffusent dans le suc nucléaire. Mais l'acide diffuserait encore plus vite que la base, et d'ailleurs exercerait sur les matières plastiques une action destructive énergique s'il n'entrait immédiatement, en tout ou en partie, en combinaison avec des albumines ou des bases, en perdant de l'eau, peut-être sous l'influence hypothétique de ces ferments dont Bæyer, Nencki et O. Nasse admettent l'existence.

Quelque incertaines que soient ces considérations, elles élucident et précisent certains points que la théorie de Haacke laisse dans l'ombre. Il serait d'ailleurs puéril d'y chercher autre chose qu'une tentative toute provisoire d'explication et d'interprétation mécanique. Ce qu'il faut surtout en retenir, c'est qu'il se passe, dans les matières du noyau, quelque chose d'analogue à ce que nous avons signalé à propos de l'oxygène respiratoire et du fer de l'hémoglobine. Le phosphore n'agit pas en tant que phosphore, ce qui ne signifie rien, mais en tant que déshydratant, et c'est grâce à cette action (que des ferments peuvent exercer) que des molécules hydratées se polymérisent et s'agencent en albuminoïdes et en matières plastiques vivantes.

C. *Loi de l'assimilation fonctionnelle.* — Le fait que tout plastide, placé dans les conditions de sa vie élémentaire manifestée, assimile — et assimile dans ces conditions seulement — a pour conséquence immédiate la loi de l'assimilation fonctionnelle. Cette loi, qu'a tout récemment formulée Le Dantec [1], est, en effet, induite de faits, parmi lesquels nous choisissons le suivant, comme le plus simple et le plus clair. Un muscle en activité, qui se contracte, s'hypertrophie, augmente ; au contraire, un muscle au repos s'atrophie. Donc, fonctionnement (contraction pour le muscle) et assimilation (synthèse assimilatrice) sont indissolublement liés, et la synthèse assi-

1. *Théorie nouvelle de la vie*, p. 233 et suivantes.

milatrice est une assimilation fonctionnelle. Ce fait est cependant d'habitude, dans les traités classiques, interprété tout autrement, car on dit que le muscle s'*use* en fonctionnant et que la fatigue résulte de cette usure.

Pour débrouiller ce chaos, revenons encore à la levure de bière dont l'étude, facile, nous a maintes fois servi déjà à interpréter les phénomènes de la vie élémentaire. La levure de bière, mise dans un moût sucré, fait fermenter ce moût et en même temps, et nécessairement, elle augmente et se reproduit, bien loin de s'user et de se détruire. La fermentation et l'accroissement — conséquence de la synthèse assimilatrice — sont inséparables ; il est impossible de concevoir l'une sans l'autre ; les conditions de la vie élémentaire sont réalisées ; on dit que la levure *fonctionne*. Il n'en est pas autrement pour le muscle. Mais le muscle qui fonctionne (condition n° 1) *maigrit*, le muscle au repos (condition n° 2) engraisse. Or, la graisse ne fait pas partie des matières plastiques du muscle ; elle dépend, nous le savons, du milieu intérieur, et disparaît dans le muscle qui fonctionne parce que son énergie d'oxydation est utilisée à la synthèse assimilatrice, comme le prouve l'hypertrophie du muscle exercé ; elle augmente dans le muscle au repos parce qu'elle résulte de la destruction par dédoublement de la matière plastique du muscle, comme le montre l'atrophie, la dégénérescence graisseuse du muscle qui ne se contracte pas.

Mais, si cela est vrai, comment interpréter la *fatigue ?* On dit d'habitude, en partant de l'idée de la destruction fonctionnelle, que la fatigue tient à ce que les contractions musculaires usant certains principes chimiques de la substance contractile, ces principes finissent par s'épuiser. Mais c'est là une erreur. Considérons, en effet, la levure de bière dans un moût sucré. Au bout d'un certain temps, quand l'alcool est arrivé à un certain degré de concentration, la vie élémentaire manifestée cesse pour reprendre aussitôt si l'on vient à placer la levure dans un moût *neuf*. Or, l'alcool est une des substances R de l'équation p. 314. L'accumulation des substances R jouit donc

de la propriété d'entraver la vie élémentaire manifestée des plastides; elle *fatigue* pour ainsi dire les plastides; leur élimination les *défatigue* et permet au fonctionnement de reprendre. De même, un muscle qui se contracte, qui fonctionne, assimile des substances Q et produit des substances R. Si la contraction n'est pas trop fréquente, ces substances R ont le temps d'être éliminées et il n'y a pas de fatigue. Si la contraction est trop fréquente, les substances R s'accumulent; le muscle se fatigue donc et il ne se défatigue que quand un temps de repos suffisant a permis l'élimination des substances R (ce qui explique l'expérience, en apparence contradictoire, de O. Roth sur la dégénérescence des muscles excités pendant plusieurs jours). Par exemple [1], le muscle qui fonctionne produit de l'acide lactique (substance R). Si l'on injecte, dans le muscle, une certaine quantité d'acide lactique, le muscle devient fatigué (la contraction se fait difficilement ou ne se fait plus) et reste fatigué tant que l'acide lactique n'est pas éliminé. On ne peut pas, dans l'explication de cette expérience, faire intervenir l'usure par le fonctionnement, puisqu'il n'y a pas eu fonctionnement.

En résumé, dit Le Dantec, « à la condition n° 1, c'est-à-dire pendant le fonctionnement, les réactions produisent des substances plastiques de l'organe qui fonctionne et des substances R dont l'accumulation produit la fatigue »; à la condition n° 2, les réactions détruisent les substances plastiques de l'organe qui se repose et produisent des substances qui peuvent être des réserves nutritives [2].

Ce qui précède rend nécessaire une alternative d'activité et de repos que l'on rencontre surtout chez les animaux et dans certains organes, comme le cœur, qui fonctionnent à des intervalles réguliers, mais non d'une manière continue. En dehors de la nécessité de l'élimination des substances R, cette alternative vient de ce que presque tous les éléments histolo-

1. *Op. cit.*, p. 247, note.
2. *Op. cit.*, p. 248. — Voyez aussi plus loin : *Réserves nutritives.*

giques des métazoaires supérieurs sont des plastides incomplets. Nous verrons ultérieurement ce qu'il faut entendre par plastides incomplets. Disons pour le moment que ce sont des éléments anatomiques pour lesquels les conditions de la vie élémentaire manifestée ne sont réalisées que quand, aux substances Q, s'ajoute l'influence (chimique ou physique) d'autres éléments avec lesquels ils sont en connexion. Ainsi un élément glandulaire ou musculaire a besoin, pour sécréter ou se contracter, c'est-à-dire pour fonctionner, de l'*influx nerveux*, qui, avec les substances Q, le met dans la condition de la vie élémentaire manifestée. La sécrétion ou la contraction se produisent, puis l'élément rentre au repos. Ce qui prouve bien la nécessité de ces conditions de la vie élémentaire manifestée des plastides incomplets, et par suite la solidarité de leurs éléments, c'est que l'activité de la circulation dans une glande, par exemple, n'a aucune influence sur le phénomène sécrétoire. De même, ce n'est point la contraction elle-même, mais bien l'influx nerveux qui la détermine, qui développe le muscle, car un membre dont le nerf a été coupé peut fonctionner mécaniquement sans que cela empêche les muscles de s'atrophier. Enfin, les éléments nerveux, qui complètent les éléments périphériques (glandes, muscles, etc.), sont bien solidaires de ces éléments, sont eux-mêmes des plastides incomplets, par conséquent, puisqu'ils dégénèrent, comme Panizza et Gudden l'ont montré, quand leur élément périphérique dégénère lui-même et meurt[1].

« La conclusion de toutes les considérations précédentes est la *loi de l'assimilation fonctionnelle* s'appliquant aussi bien aux êtres monoplastidaires qu'aux êtres polyplastidaires : le fonctionnement d'un élément histologique n'est autre chose que l'une de ses manifestations extérieures, physiques ou chimiques, propres à cet élément, des réactions qui déterminent précisément la synthèse de sa substance. Autrement dit : le fonctionnement est un des phénomènes de la vie élémentaire

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 234, note, et p. 251.

manifestée de l'élément; fonctionnement et vie élémentaire manifestée sont inséparables. »

Les conséquences de cette loi sont des plus remarquables, car, grâce à elle, on peut interpréter une multitude de faits que l'hypothèse de la destruction fonctionnelle, admise par Cl. Bernard, laissait inexpliqués. En effet, puisque tout plastide qui fonctionne assimile, un acte, par exemple un réflexe, devient d'autant plus facile qu'il est exécuté plus souvent, car, par le fait même qu'il est exécuté, ce réflexe *consolide*, pour ainsi dire, le chemin qu'il suit; au contraire, un acte exécuté de plus en plus rarement devient de plus en plus difficile, parce que les connexions des éléments histologiques qui y prennent part se relâchent, la synthèse assimilatrice qui accompagne le fonctionnement ne compensant pas les destructions qui résultent d'un repos prolongé. En revanche, si la théorie de la destruction fonctionnelle était vraie, un acte exécuté déterminerait l'usure des éléments nécessaires à son exécution, et si cet acte était fréquent, l'usure serait telle, que son accomplissement en deviendrait impossible, ce que l'observation contredit formellement.

D'autre part, l'assimilation fonctionnelle est la clef du principe des corrélations organiques. Les cellules d'un organe qui fonctionne assimilent et l'organe se fortifie, mais cette activité n'est pas indéfinie; elle est limitée, d'une part, par l'accumulation des substances R et, d'autre part, par l'épuisement des substances Q, conditions qui ont, l'une et l'autre, pour effet de faire passer les plastides de la condition n° 1 à la condition n° 2 ou période de repos, au cours de laquelle ils se détruisent. Or, cette destruction lente et partielle produit des matières de réserves (graisses, hydrates de carbone, acides amidés, etc., voir chap. III), qui peuvent devenir substances Q pour d'autres organes. De telle sorte que le développement de chaque organe est réglé par celui des autres, et qu'il bénéficie ou souffre de leur état. S'ils sont au repos (condition n° 2), il bénéficie (dans les limites compatibles avec l'élimination de ses substances R) des réserves qu'ils produisent et s'hypertrophie; s'ils sont en acti-

vité (condition n° 1), il souffre du déficit des substances Q, tend à s'atrophier et à disparaître et devient *organe rudimentaire.*

7° Réserves nutritives.

D'une manière générale, les réserves nutritives ont trois sources : les substances du terme R, résultant de l'activité des plastides à la condition n° 1 ; c'est ainsi que la levure dans un moût sucré donne, entre autres substances R, de l'alcool, qui est substance Q pour le *Mycoderma vini ;* les produits de destruction des plastides à l'état de repos ; c'est ainsi que le muscle, aérobie à l'état d'activité, est anaérobie à l'état de repos et, à cet état, dédouble par hydrolyse ses matières plastiques et dégénère en donnant de la graisse ; enfin, l'apport alimentaire, après transformations plus ou moins étendues qui changent les matériaux ingérés en substances spécifiques à l'espèce considérée.

Nous ne nous arrêterons pas ici sur le processus chimique qui aboutit à la constitution des matières de réserve, car nous avons longuement examiné cette question au chapitre III. Mais nous insisterons plus particulièrement sur le mode de fixation et de mobilisation de ces réserves, car c'est là ce qui leur donne leur importance physiologique. Ces réserves, d'ailleurs, existent dans tous les organismes, mono- et polyplastidaires, où elles ont pour effet d'assurer, en accumulant dans le milieu intérieur des substances Q facilement mobilisables et utilisables, la continuité de la vie dans des conditions où, autrement, elle ne pourrait plus persister. C'est ainsi qu'elles permettent à l'organisme de résister à un travail intense, à une inanition momentanée, à la fièvre, etc. C'est ainsi que les animaux hibernants peuvent vivre de longs mois, aux dépens de leurs tissus, sans rien emprunter à l'extérieur. Mais l'accumulation des réserves est entravée, quand elles proviennent de la condition n° 2, par la destruction totale des organes (dégénérescence des muscles, des nerfs, etc.), et quand elles proviennent de l'apport alimentaire, par le pouvoir digestif limité et

les dimensions de la surface absorbante des appareils qui les versent dans le milieu intérieur[1].

A. *Réserves nutritives des végétaux.* — Chez les végétaux, comme chez les animaux, les matériaux absorbés ne semblent pas être toujours immédiatement utilisés par la synthèse assimilatrice ; ils passent, au préalable, par une phase de mise en réserve. Et ce n'est qu'ultérieurement à l'ingestion, au fur et à mesure des besoins, que ces réserves se mobilisent. Ainsi, chez les plantes, les réserves nutritives qui se constituent au cours de l'évolution normale sont surtout utilisées aux périodes pendant lesquelles l'apport alimentaire est insuffisant ou nul, c'est-à-dire pendant la fructification et la germination. Ces réserves végétales s'accumulent d'ailleurs dans des organes qui varient avec l'espèce, racines (betteraves, carottes), tubercules (pommes de terre), moelle de la tige (canne à sucre), etc., et sous forme des divers principes alimentaires essentiels, hydrates de carbone (saccharose, glucose, amidon), corps gras, matières azotées (grains d'aleurone), etc.

Nous avons vu (p. 102) que le glucose et probablement le saccharose se forment par simple polymérisation de l'aldéhyde formique CH^2O. Le sucre, ainsi formé, est versé dans la sève élaborée, qui le véhicule aux organes de réserve où il s'emmagasine sous l'influence des actions osmotiques. Mais quand la teneur en sucre de la sève diminue, par suite de sa rapide consommation par les cellules en activité, le sucre de réserve, par l'effet des mêmes actions osmotiques, repasse dans la sève et est porté aux points où sa présence est utile. Mais si le glucose peut être immédiatement utilisé, il n'en est pas de même du saccharose qui doit, au préalable, être transformé en glucose, subir l'*inversion*. Cette inversion se fait grâce à la présence dans le suc cellulaire d'une diastase, l'*invertine*.

La constitution des réserves d'amidon, phénomène beaucoup plus complexe, paraît se faire en deux temps. Le premier temps se passe dans la feuille verte, où les corps chlorophyl-

1. J. Laumonier, *Hygiène de l'alimentation*, p. 5 et 16.

liens en activité renferment de très petits grains d'amidon qui se forment par polymérisation de l'aldéhyde formique et peut-être sous l'influence d'une action déshydratante, puisque l'amidon n'a pas la même formule que le glucose, n'est ni soluble, ni assimilable. L'amidon des corps chlorophylliens est utilisé par la cellule au fur et à mesure de ses besoins, ce qui fait que, sauf dans certaines conditions (tension considérable de l'acide carbonique dans l'atmosphère de la plante, par exemple), ces grains ne deviennent jamais très volumineux et disparaissent même quand la plante est mise dans l'obscurité, c'est-à-dire quand, faute d'énergie, elle ne peut plus fixer le carbone de CO^2.

Mais cet amidon ne peut disparaître que sous la forme de glucose. Il faut donc qu'il soit transformé en glucose, glucose que l'on retrouve d'ailleurs dans la cellule. Quel est l'agent de cette transformation? C'est encore une diastase, l'*amylase*, que l'on rencontre dans le suc cellulaire en quantité notable, et qui jouit de la propriété de transformer l'amidon en maltose ($C^{12}H^{22}O^{11}$), d'une part, et d'autre part, et successivement, en amylodextrine $(C^6H^{10}O^5)^8$, en érythrodextrine $(C^6H^{10}O^5)^6$, en achroodextrine $(C^6H^{10}O^5)^4$, et enfin en dextrine $(C^6H^{10}O^5)^2$. Maltose et dextrine, tels sont donc les deux aboutissants de la digestion de l'amidon par l'amylase. C'est ce qu'indiquent les réactions suivantes (réactions de Musculus) :

1° $(C^6H^{10}O^5)^{10} + H^2O = (C^6H^{10}O^5)^8 + C^{12}H^{22}O^{11}$;
Amidon. Amylodextrine. Maltose.

2° $(C^6H^{10}O^5)^8 + H^2O = (C^6H^{10}O^5)^6 + C^{12}H^{22}O^{11}$;
Érythrodextrine.

3° $(C^6H^{10}O^5)^6 + H^2O = (C^6H^{10}O^5)^4 + C^{12}H^{22}O^{11}$;
Achroodextrine.

4° $(C^6H^{10}O^5)^4 + H^2O = (C^6H^{10}O^5)^2 + C^{12}H^{22}O^{11}$.
Dextrine.

L'action de l'amylase ne va pas au delà de la formation du maltose et de la dextrine, qui ne sont pas assimilables; mais, à ce moment, intervient l'*invertine*, qui dédouble par hydrolyse le maltose et la dextrine en dextrose et en lévulose, comme le montrent les équations suivantes :

5° $(C^6H^{10}O^5)^2 + 2(H^2O) = C^6H^{12}O^6 + C^6H^{12}O^6$;
Dextrine. Dextrose. Lévulose.

6° $C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^6H^{12}O^6$.
Maltose.

Le glucose ainsi formé devient très abondant dans le suc cellulaire, et d'autant plus que la fixation du carbone est plus énergique. Des phénomènes osmotiques interviennent alors. Si le liquide intercellulaire, la sève, est moins riche en glucose que le suc intracellulaire — ce qui arrive toujours quand la fixation du carbone est énergique — le glucose passe du suc cellulaire dans la sève et est entraîné par elle.

De même que le suc cellulaire riche en glucose a cédé du glucose à la sève moins riche, de même la sève, par un phénomène osmotique semblable, va céder du glucose au suc cellulaire qui en contient moins qu'elle. Ainsi, dans les cellules très jeunes du tubercule de la pomme de terre, par exemple, il n'y a pas fixation de carbone; il n'y a donc pas de glucose. Le glucose passe par osmose de la sève élaborée dans la cellule, qui l'utilise au fur et à mesure de ses besoins. Et comme ce glucose est constamment employé, soit pour le maintien de l'activité propre de la cellule, soit pour la constitution des réserves, constamment aussi la sève en cède à la cellule. Le second temps commence alors, celui de la précipitation de l'amidon.

D'après Schmiper, qui a étudié la précipitation de l'amidon dans les cellules des tubercules de la pomme de terre en voie de formation, les grains d'amidon se forment sous l'influence des leucites que renferme la cellule, leucites qui diminuent du reste au fur et à mesure que le grain grossit, et finissent par disparaître. En même temps, le grain d'amidon prend sa structure caractéristique et présente une série de couches alternativement anhydres (claires) et hydratées (sombres), la couche la plus périphérique étant toujours anhydre, parce que, suivant Daguillon, l'eau diffuse dans la profondeur du grain en partant de la surface. Nägeli pense que le grain d'amidon s'accroît par *intussusception*, Schmiper par *apposition*, puisque

la surface corrodée d'un grain est toujours recouverte, dans les conditions favorables, par les couches de nouvelle formation.

La théorie de Schmiper sur le rôle des leucites dans l'élaboration des réserves d'amidon a été combattue par Eberdt, qui ne voit dans le leucite qu'un support choisi par le protoplasma, et par Belzung, qui pense que l'amidon peut se déposer dans le protoplasma par une sorte de précipitation chimique ; mais, comme nous constatons exactement les mêmes phénomènes dans les chloroleucites des feuilles vertes et dans les leucites amylifères des tubercules, nous sommes porté à supposer que ces leucites jouent un rôle par les substances inconnues qu'ils contiennent (peut-être ferment déshydratant qui permet la polymérisation du glucose et sa transformation en amidon). Ajoutons que ces réserves se *mobilisent*, c'est-à-dire redeviennent matières solubles et assimilables, glucose en un mot, par un processus exactement semblable à celui que nous avons vu se produire dans la feuille verte qui utilise l'amidon des corps chlorophylliens, grâce à l'amylase et à l'invertine.

Les réserves de corps gras, d'huile, comme celles de l'albumen du ricin, se constituent sans doute et par un mécanisme précédemment étudié (p. 109), aux dépens des hydrates de carbone ; elles se mobilisent sous l'influence d'un ferment, la saponase. Quant aux réserves d'albuminoïdes, elles se présentent sous forme de *grains d'aleurone* arrondis, inclus dans les cellules de l'albumen, formés d'une matière albuminoïde, soluble dans l'eau et peut-être voisine des peptones. Ces grains sont tantôt homogènes, tantôt hétérogènes ; dans ce dernier cas, ils contiennent, enclavés dans leur masse, des corpusules arrondis, les *globoïdes*, formés de glycéro-phosphate de chaux et de magnésie, et des corpuscules lamelleux, les *cristalloïdes*, formés d'une matière albuminoïde voisine de celle du grain d'aleurone. L'origine de ces grains d'aleurone est des plus obscures. Certains auteurs les considèrent comme des vacuoles dont le contenu se serait précipité sous forme solide, par l'éva-

poration du suc cellulaire[1]. Mais cette opinion est encore discutable; peut-être, dans tous les cas, faut-il faire intervenir l'asparagine. Ces réserves enfin sont mobilisées par l'intervention d'un ferment analogue à la pepsine.

B. *Réserves nutritives des animaux.* — Les réserves nutritives des animaux sont analogues à celles des végétaux; il y des réserves de sucre, de graisse, d'albumine et de quelques matières minérales, et le mécanisme chimique de la fixation et de la mobilisation de ces réserves ne semble pas sensiblement différer de celui que nous venons d'exposer.

a. *Glycogénie.* — Les matières amylacées et sucrées de l'alimentation sont, nous le savons, transformées en glucose, qui est absorbé. La quantité de glucose ainsi absorbée est subordonnée à la nature de l'alimentation; mais il n'en est pas de même de la quantité de glucose qui circule dans le sang et qui reste sensiblement constante. En effet, si on nourrit un animal exclusivement avec des albuminoïdes, on trouve plus de sucre dans les veines sus-hépatiques que dans la veine porte, et si, au contraire, on le nourrit exclusivement avec des matières amylacées, on trouve plus de sucre dans la veine porte que dans les veines sus-hépatiques. C'est le foie qui produit du sucre quand l'alimentation n'en contient pas assez, et qui l'accumule, au contraire, quand elle en contient trop.

La fonction glycogénique du foie, découverte par Cl. Bernard, résulte de ce fait qu'un foie extrait dont on a enlevé tout le sucre par des lavages prolongés à travers le système veineux porte-sus-hépatique, présente de nouveau du sucre vingt-quatre heures plus tard. S'il en est ainsi, c'est que le sucre s'est accumulé dans le foie sous une forme telle que le lavage ne peut l'extraire, mais qu'une modification ultérieure retransforme en glucose. Cette forme, c'est le *glycogène*.

Le glycogène est un hydrate de carbone, dont la formule paraît être, d'après Külz et Bornträger $(C^6H^{10}O^5)^6+H^2O$, très voisine de celle de l'érythrodextrine (p. 336). Il est soluble

1. Daguillon, *op. cit.*, p. 518-519.

dans l'eau, peu diffusible (ce qui explique que les lavages ne l'extraient pas), se colore en brun par l'iode et s'accumule en petites masses dans les cellules hépatiques. Comment le glucose se transforme-t-il en glycogène ? Nous l'ignorons, mais on peut théoriquement prévoir que c'est par un processus absolument analogue à celui qui transforme le glucose en amidon dans les cellules vertes. D'ailleurs, le glycogène ne dérive pas seulement de la polymérisation du glucose, il peut aussi provenir du dédoublement hydrolytique des albuminoïdes et de la transformation des graisses (p. 80, 81 et 82). Ce qui explique comment un animal, exclusivement nourri d'albuminoïdes et de graisses, produit néanmoins du sucre.

Reste à voir comment le glycogène est mobilisé et retransformé en glucose qui tombe dans le sang. Cl. Bernard a découvert, en 1877, l'agent du dédoublement et de l'hydratation du glycogène : c'est un ferment hépatique qui agit absolument comme la ptyaline ou l'amylapsine. Toutefois, Schiff croit que ce ferment n'est qu'un produit de décomposition et son opinion a été récemment corroborée par ce fait, noté par Arthus et Huber, que l'*amylolyse* (c'est-à-dire la mobilisation du glycogène) est entravée par une température de 60°, le fluorure de sodium et l'eau chloroformée. L'amylolyse du foie vivant ne serait donc pas due à une diastase hépatique, mais à l'activité propre du protoplasma.

Le glycogène n'existe pas que dans le foie. Cl. Bernard en a trouvé dans le placenta et l'allantoïde, où il forme des plaques irrégulières, dans le fœtus, Rouget dans les muscles, les poumons, la peau, Kühne dans le testicule, Bizio dans les huîtres et dans d'autres mollusques, Barfurth dans un grand nombre d'autres animaux, de telle sorte que l'on peut dire que la glycogénie est une fonction qui appartient à tous les tissus et à tous les animaux, vertébrés ou invertébrés, mais elle a une tendance à se localiser dans le foie quand le développement de l'animal est complètement achevé.

Le glucose, dérivé de l'amylolyse du glycogène, tombe dans le sang et est distribué aux organes qui le brûlent ou le trans-

forment à nouveau en glycogène, mis en réserve pour être ultérieurement retransformé en glucose. La *glycogénie* et l'*amylolyse* qui s'accomplissent ainsi sont d'ailleurs absolument analogues à celles que nous venons d'étudier. Quant au sucre immédiatement utilisé, la plus grande part est consommée par les muscles, les glandes et le tissu nerveux. Chauveau et Kaufmann ont montré qu'il se détruit plus vite dans les muscles et les glandes en activité, que dans les muscles et les glandes au repos, ce qui se conçoit aisément, puisque c'est la combustion du glucose qui fournit aux plastides, à la condition n° 1, l'énergie dont ils ont besoin. Mais c'est encore le tissu musculaire qui en use le plus, à cause du travail mécanique considérable qu'il fournit (Chauveau). C'est pourquoi on a pu démontrer que le diabète curarique est dû à l'impossibilité où se trouvent les muscles (condition n° 2) d'oxyder le glucose du sang.

La teneur du sang en sucre est faible, 1 pour 1 000 en moyenne chez l'homme; elle peut aller jusqu'à 3 pour 1000 (glycémie physiologique). Au delà, l'excès de sucre est éliminé par les reins et apparaît dans les urines : il y a *glycosurie*. Quelle est la cause de cette glycosurie ? En dehors de l'hyperglycémie alimentaire, et sans parler de la théorie nerveuse de Cl. Bernard, ni de la *nutrition ralentie* de Bouchard, cette glycosurie ne serait-elle pas due aussi à une diminution de la glycolyse, comme le croient Lépine et Minkowski, laquelle, capable de détruire 25 pour 100 du sucre chez l'homme sain, n'en détruit plus que 1,6 pour 100 chez le diabétique ? Il est vrai que cette glycolyse est quelquefois considérée comme un phénomène cadavérique. Quoi qu'il en soit, la glycosurie, le *diabète sucré*, est un trouble des fonctions hépatiques, qui fait que le foie ne joue plus le rôle de régulateur, n'est plus capable d'accumuler le sucre qui est alors éliminé, et prive ainsi l'organisme des réserves de combustibles qui lui sont indispensables.

B. *Adipogénie*. — La graisse déposée dans les tissus a une triple origine. Elle provient, soit directement des matières

grasses de l'alimentation, peu ou pas transformées, soit indirectement de la transformation des hydrates de carbone ou du dédoublement hydrolytique des albuminoïdes à la condition nº 1 ou à la condition nº 2 (dégénérescence graisseuse). Laissant ici de côté le processus chimique de la transformation des hydrates de carbone et du dédoublement hydrolytique des albuminoïdes que nous avons étudié au chapitre III, nous dirons seulement quelques mots de la fixation des aliments gras et de la dégénérescence graisseuse.

La fixation ne semble pas directe, puisque, quelle que soit la nature des graisses fournies par l'alimentation, chaque espèce animale accumule dans ses tissus une graisse spéciale à elle. Munk a montré que les graisses neutres se décomposent, dans l'épithélium intestinal, en glycérine et acides gras, qui se recombinent ultérieurement en nouvelles graisses neutres spécifiques. Srubotin, d'autre part, a réussi à engraisser des chiens amaigris avec de la viande et des *savons* de soude ne contenant que des palmitates et des stéarates. Or, il a retrouvé, dans la graisse ainsi formée, non seulement de l'acide palmitique et de l'acide stéarique, mais encore de l'acide oléique qui n'existait pas dans les aliments [1]. Toutefois, les expériences de Lebedeff sur les chiens paraissent prouver que, dans certains cas, quand l'ingestion des matières grasses est très abondante, la graisse peut se déposer dans les tissus sans s'être sensiblement modifiée, sous une forme qui diffère par conséquent de la graisse propre à l'animal en expérience.

Quant à la dégénérescence graisseuse, elle résulte de l'activité *chimique* des matières plastiques à la condition nº 2 (destruction), comme dans les muscles inactifs, les plastides incomplets mérotomisés (muscles, nerfs, etc.), les mérozoïtes privés de noyau, les cadavres ayant longtemps séjourné dans l'eau (adipocire), etc. Cette dégénérescence graisseuse se fait probablement par un mécanisme identique à celui qui préside au dédoublement hydrolytique des albuminoïdes. Certains dé-

1. Landois, *op. cit.*, p. 439.

pôts adipeux sont incontestablement dus à cette cause, comme le prouve ce fait que, dans un muscle au repos, la graisse augmente et la masse musculaire diminue.

Les réserves adipeuses ont, en général, un rôle protecteur, car, étant un corps mauvais conducteur, la graisse empêche la déperdition de la chaleur de l'organisme. C'est pourquoi les animaux des pays froids et beaucoup d'animaux marins sont revêtus d'une épaisse couche de graisse. Mais, accumulée en trop grande quantité, la graisse présente, en revanche, des inconvénients graves. Elle augmente le poids du corps et tend à entraver ses mouvements, gêne le jeu des poumons et du cœur, s'accole même à leurs parois, s'infiltre dans leurs fibres, modifie leur structure et compromet leur solidité. Il faut, dans ce cas, employer tous les moyens pour hâter et faciliter la mobilisation de ces réserves adipeuses.

Comment se fait cette mobilisation ? Grâce à un ferment hydratant des graisses ou lipase qu'Henriot a tout récemment découvert et qui se rencontre dans le plasma du sang et aussi dans le foie et le pancréas, où il semble cependant avoir une destination spéciale. Le rôle de ce ferment est de saponifier les réserves adipeuses et de les remettre en circulation dans le sang où elles ne tardéront pas à être utilisées.

Une dernière question se pose. La graisse brûle-t-elle en nature ou bien se transforme-t-elle au préalable en glucose ? Quelques auteurs pensent qu'elle est dédoublée par des ferments en glycérine et acides gras ; ces acides gras forment, avec les matières alcalines du sang, des savons solubles que l'oxygène brûle peu à peu. Cohnstein et Michaélis ont aussi signalé, dans les globules sanguins, l'existence d'un ferment lipolytique qui fait subir aux graisses une oxydation complète en eau et acide carbonique. Mais cette combustion est exceptionnelle. Ce qui pourrait faire admettre la transformation préalable des graisses en glucose, c'est que, dans l'inanisation et l'inanition, le foie fournit constamment du sucre. Or, la quantité totale de glycogène contenue dans l'organisme est faible comparativement à la quantité de graisse. Le sang de

l'homme, en effet, reçoit, par vingt-quatre heures, environ 700 grammes de glucose qui sont totalement comburés. La réserve moyenne de glycogène ne paraît pas s'élever au-dessus de 2 à 3 kilogrammes. Au bout d'une semaine au plus, le sucre devrait donc avoir entièrement disparu. Il n'en est rien, puisqu'on en trouve encore, d'après Bidder et Schmidt, dans les veines sus-hépatiques et même dans les muscles [1]. Il faut admettre, par conséquent, que la graisse doit se transformer en glucose pour être comburée.

C. *Albuminogénie.* — Plusieurs auteurs, Voit notamment et Bidder et Schmidt, admettent l'existence d'une certaine quantité d'*albumine circulante*, que les tissus peuvent utiliser suivant leurs besoins et qui représente ainsi une véritable réserve. Cette albumine circulante s'accumule peut-être dans la rate et les organes lymphoïdes, mais surtout dans le sang. Quelle est son origine ?

Elle est double. Elle provient, d'une part, des aliments, d'autre part, de la transformation des albuminoïdes plastiques. Les peptones, qui résultent de la digestion des albuminoïdes, ne se rencontrent dans le sang qu'en très petite quantité, car, ainsi que l'ont montré les expériences de Schmidt-Mülheim et de Hofmeister, elles sont toxiques, déterminant, injectées dans le sang, une vaso-dilatation considérable accompagnée d'une diminution accusée de la pression sanguine. Au cours de la traversée de l'épithélium intestinal ou aussitôt après, ces peptones sont donc transformées en une albumine inoffensive, qui est probablement la *sérine* (sérum-albumine). En effet, Miescher a constaté que les ovaires et les œufs de femelles de saumon, qui remontent le Rhin à l'époque du frai et ne mangent pas au cours de cette migration, se développent au détriment de la masse musculaire, et que le sang de ces animaux ne renferme plus d'albumines, mais seulement des globulines. Il résulte de là que l'albumine circulante (sérine) provient et de la mobilisation des albuminoïdes musculaires, quand un organe

1. Landois, *op. cit.*, p. 434-435.

doit être employé à l'édification d'un autre, et des peptones alimentaires transformées en sérine. Tiegel a corroboré cette conclusion en montrant que la sérine fait défaut dans le sang des serpents soumis à l'inanition, mais reparaît si on les nourrit.

Nous ignorons totalement le processus chimique de la mobilisation des albuminoïdes musculaires et de leur transformation en sérine. C'est une forme de dédoublement qui nous échappe encore. Mais ce dédoublement et la formation de la sérine aux dépens des peptones alimentaires expliquent pourquoi Voit a soutenu qu'en vingt-quatre heures, 70 pour 100 de l'albumine circulante se détruisent, tandis qu'il n'y a que 1 pour 100 de l'albumine vivante à se déperdre. Les plastides animaux à la condition nº 1 ne peuvent faire la synthèse de leurs matières plastiques qu'aux dépens des albuminoïdes du milieu nutritif intérieur, c'est-à-dire de l'albumine circulante; il est donc naturel qu'au cours du fonctionnement quotidien, cette albumine disparaisse en grande quantité. Toute la question est de savoir si cette albumine est réellement détruite en donnant de l'urée ou bien si elle est simplement agrégée en combinaisons plus complexes, sans subir aucun dédoublement. Malheureusement rien ne nous fixe positivement à cet égard, et de l'urée éliminée nous ne savons pas la part qui revient à l'albumine circulante et à l'albumine vivante, bien que, théoriquement, il soit plus logique d'admettre que l'urée provient en presque totalité de la destruction des matières albuminoïdes des plastides à la condition nº 2 (p. 82).

D. *Réserves de matières minérales.* — Elles sont, en général, peu importantes. Il faut cependant faire une exception pour le fer, le phosphore et la chaux.

Bünge a constaté qu'il existe une réserve assez notable de fer dans le foie du jeune animal, réserve qu'il utilise ensuite progressivement et surtout pour la constitution de l'hémoglobine du sang. Le foie du nouveau-né contient, en effet, de quatre à neuf fois plus de fer que celui de l'adulte. Chez ce dernier, d'après Picard, on trouverait aussi une réserve de fer dans

la rate. En tout cas, Nuddendorf pense que l'hémoglobine se régénère dans la rate. On ignore comment s'établissent et se mobilisent ces réserves, bien que l'on puisse prévoir que ce sont les hématies qui, en se détruisant on en se formant, leur servent de véhicules. Mais cette interprétation ne peut valoir ni pour l'embryon des placentaires, puisqu'il n'y a pas pénétration, ni pour l'embryon des ovipares, qui se développe, pour son propre compte, au détriment des réserves nutritives de l'œuf. Il faudrait, dans ce cas, faire intervenir une combinaison riche en fer (hématogène).

Chez les ruminants, comme l'a montré Dastre, les cotylédons en touffes sont indiqués par des plaques blanchâtres, qui ne sont autres que des dépôts de phosphate de chaux que l'embryon utilise, pour la constitution de son squelette, jusqu'au moment de sa naissance. D'autre part, les expériences d'Irvine et Woodhead semblent montrer qu'il y a, chez la poule pondeuse, une certaine réserve de chaux, car cette poule, privée de calcaire, mais nourrie avec des aliments contenant une faible proportion de sulfate de chaux, donne des œufs dont la coquille est normale ; il faut donc qu'il y ait, d'une part, apport de calcaire, d'autre part, substitution de l'acide carbonique à l'acide sulfurique [1]. Cette réserve de calcaire, dont on ignore le siège, semble d'ailleurs très peu abondante, car si l'on vient à supprimer complètement la chaux, sous quelque forme que ce soit, l'œuf ne tarde pas à être pondu dépourvu de coquille résistante.

8° Nutrition générale.

Nous venons de voir comment le milieu intérieur se constitue à l'aide de l'apport alimentaire transformé et immédiatement utilisé par la synthèse assimilatrice ou emmagasiné sous forme de réserves nutritives. Mais les notions ainsi acquises sur la

1. De Varigny, *Revue scientifique*, 1892, premier semestre, p. 251 et suivantes.

composition du milieu intérieur sont loin d'être complètes, puisque, à côté des substances Q, de toute nature, qu'il charrie, on rencontre aussi, d'une part, les ferments solubles qui proviennent soit des glandes digestives, soit des glandes vasculaires sanguines, et qui servent, les uns et les autres, à l'approximation des aliments ou à la mobilisation des réserves, et d'autre part, les substances R qui résultent de l'activité fonctionnelle des cellules de l'économie, et les matières (en dehors de celles qui peuvent former des réserves) de destruction des plastides à la condition n° 2 qui sont, les unes détruites et oxydées dans le milieu intérieur lui-même, les autres éliminées à l'extérieur. C'est la circulation qui, douant le milieu intérieur d'une mobilité régulière et continue, assure l'utilisation des substances Q, l'action des ferments, la répartition des réserves et l'élimination des matériaux de déchet.

Ces caractères du milieu intérieur sont communs à tous les organismes polyplastidaires et l'on pourrait peut-être dire monoplastidaires, si la division des fonctions physiologiques nous permettait, chez ces derniers, de déterminer la composition et de fixer le rôle des sucs intracellulaires. La seule différence que l'on doive noter, c'est que la séparation entre le milieu intérieur et le milieu extérieur n'est pas toujours aussi absolue chez les animaux inférieurs que chez les vertébrés. Ainsi, chez les éponges, le corps est percé de canaux, parcourus par un courant d'eau qui apporte les substances Q et entraîne à l'extérieur les produits de déchet ; la séparation entre les deux milieux est donc ici peu sensible, et cependant on retrouve, au milieu intérieur de ces êtres, tous les caractères de celui des animaux les plus perfectionnés. Chez les polypes, un perfectionnement apparaît. L'eau entre bien librement par la bouche de chaque polype et parcourt le corps entier, grâce à un système de canaux ; mais chaque bouche digérant les aliments capturés, le liquide intérieur contient des matériaux solubilisés qui n'existent pas dans le milieu ambiant, et grâce auxquels les éléments endodermiques peuvent se nourrir. Chez les échinodermes, il y a une cavité générale, mais elle n'est complè-

tement séparée du milieu extérieur que chez les holothuries. Enfin, chez les mollusques, la cavité générale est close, le milieu intérieur constitué. Il en est de même chez les arthropodes et à plus forte raison, chez les vertébrés [1].

Ainsi, quel que soit, dans l'ordre ontogénétique comme dans l'ordre phylogénétique, le degré de différenciation du milieu intérieur, il n'en présente pas moins, partout et toujours, une constitution extrêmement complexe, qui a pour base, d'abord l'eau circulante, puis les substances Q (aliments et réserves nutritives mobilisées), et enfin les substances R et les produits de destruction de toute nature. Pour achever l'étude du milieu intérieur, il conviendrait donc d'examiner maintenant comment se forment les ferments solubles qui interviennent dans la digestion des aliments, dans la fixation et la mobilisation des réserves et dans la destruction de certains produits inutiles ou nuisibles du milieu intérieur (ferment glycolytique, par exemple), et comment sont éliminés à l'extérieur les substances R et les matériaux de destruction déjà partiellement ou totalement dédoublés et oxydés, en un mot, quel est le mécanisme des sécrétions et des excrétions.

Mais ces phénomènes appartiennent au catabolisme ; si cela ne paraît pas douteux pour les excrétions (et la désassimilation, comme on dit), il n'en est pas de même pour les sécrétions. Nous verrons cependant que les produits des sécrétions sont des produits inutiles pour les cellules sécrétantes, et que, par conséquent, ils doivent figurer parmi les phénomènes d'ordre catabolique. Au reste, nous nous réservons de faire la démonstration de cette manière de voir, qui, *a priori*, peut paraître assez éloignée des idées généralement admises. Les phénomènes d'excrétion sont de même ordre, bien qu'on soit porté à faire intervenir, dans l'élimination de certains déchets, l'activité fonctionnelle des éléments histologiques. Il ne nous reste donc plus, pour terminer ce long chapitre, qu'à résumer brièvement les conditions de la nutrition des tissus, conditions

1. Cf. Perrier, *Zoologie générale*, p. 244-245.

qui sont en partie indépendantes de la constitution normale du milieu intérieur.

Chaque élément histologique puisant dans le liquide qui le baigne les matières dont il a besoin et y rejetant les déchets de son fonctionnement, il doit y avoir, dans le plasma intercellulaire ou interstitiel, un courant *afférent* qui apporte les substances Q et un courant *efférent* qui emporte les substances R. Ces courants existent, en effet, et ils sont mis en évidence par le ferrocyanure de potassium, par exemple, que l'on injecte, pour la démonstration du premier courant, dans le sang et que l'on retrouve ensuite dans tous les tissus, et, pour la démonstration du second, sous la peau, et que l'on retrouve au bout de quelques minutes dans l'urine. Mais si le courant efférent est trop puissant pour que les organes d'excrétion (reins, par exemple) enlèvent toutes les substances R qu'il peut contenir, ces substances retournent au milieu intérieur et au plasma intercellulaire, reviennent par conséquent aux tissus. Or, nous savons que les substances R accumulées peuvent faire passer les plastides de la condition nº 1 à la condition nº 2. Quelle peut être la cause de l'insuffisance des organes d'excrétion par rapport au courant efférent? Le courant efférent suit deux voies, celle des veines et celle des lymphatiques; or, la stase sanguine, l'augmentation de pression dans les vaisseaux augmente la quantité des liquides interstitiels. Par conséquent, tout obstacle à la circulation des veines et des lymphatiques trouble l'élimination des produits de fonctionnement qu'ils entraînent et peut, par conséquent, arrêter l'activité des tissus. D'un autre côté, si cet obstacle à la circulation se trouve sur la voie des artères, l'apport des matières nutritives ne se fait plus, et le tissu, ne pouvant plus se nourrir, cesse de fonctionner. Circulation normale, telle est donc la première condition de la bonne nutrition des tissus.

A cette première condition, il faut joindre celle qui dérive de l'action des nerfs vaso-moteurs, dont l'effet est de diminuer ou d'augmenter le calibre des vaisseaux. Nous verrons plus

loin que cette action résulte de l'état de plastides incomplets dans lequel se trouvent beaucoup de nos éléments anatomiques. Il suffit, pour le moment, de noter que l'augmentation ou la diminution de l'apport du sang sous l'influence des nerfs vaso-dilatateurs ou vaso-constricteurs a pour conséquence une augmentation ou une diminution de l'apport nutritif aux tissus, puisque les variations de la pression sanguine sont suivies de variations correspondantes dans la transsudation du plasma intercellulaire.

La dernière condition est la composition du sang qui agit naturellement sur la composition des liquides intercellulaires. Quand le sang est très concentré, pauvre en eau (après une diarrhée intense, par exemple, ou dans le choléra), les tissus sont moins aqueux ; au contraire, quand le sang a absorbé une grande quantité d'eau, leurs sucs sont abondants et il peut même se produire de l'œdème. L'augmentation de la proportion du chlorure de sodium du sang et la diminution de la proportion d'oxygène des globules rouges ont pour conséquence l'accroissement des matières albuminoïdes, et par suite une production plus abondante d'urée. Par la même raison, d'après Fränkel et Penzoldt, le séjour dans une atmosphère raréfiée augmente l'excrétion de l'urée. Certaines conditions anormales du sang entraînent aussi des effets remarquables. Le sang chargé d'oxygène de carbone ne peut absorber l'oxygène de l'air ni enlever l'acide carbonique des tissus ; d'après Mialhe, la présence de l'acide cyanhydrique dans le sang arrête immédiatement les phénomènes d'oxydation, et le sang, qui prend alors une coloration rouge-cerise, contient une grande proportion d'oxygène que les tissus, suivant Geppert, ne peuvent plus lui enlever. La diminution de la *masse totale* du sang a pour résultat, d'une part, d'activer le passage dans le sang des liquides interstitiels, d'autre part, de retarder l'absorption des substances contenues dans les tissus, telles que les poisons, comme l'a montré Kaupp, ou les épanchements pathologiques. Enfin, si les matières provenant des tissus sont rapidement éliminées hors du sang ou sont transformées

dans son intérieur, l'absorption se produit alors plus rapidement[1].

Ajoutons au surplus que les contractions musculaires favorisent la progression des liquides intercellulaires, non seulement parce que la pression qu'ils produisent chasse les liquides dans les canalicules du suc et les capillaires lymphatiques, mais aussi parce qu'ils déterminent, dans ces vaisseaux, des changements de formes, lesquels entraînent nécessairement, grâce aux valvules qui empêchent le reflux, la progression des liquides interstitiels.

1. Landois, *op. cit.*, p. 443.

CHAPITRE VIII.

LA GÉNÉRATION.

1° Croissance et régénération.

Les phénomènes de croissance et, accessoirement, ceux de régénération vont nous permettre de comprendre la signification de l'importante fonction de *génération* ou de *reproduction*, et c'est pourquoi nous devons en dire quelques mots ici, à titre d'introduction nécessaire, bien qu'on les considère d'habitude comme dépendant plus particulièrement du domaine de la morphologie.

Tout plastide en état de vie élémentaire manifestée (condition n° 1) assimile, c'est-à-dire augmente par synthèse la quantité de ses substances plastiques. La croissance est donc la conséquence de l'assimilation fonctionnelle. Mais cette croissance n'est ni quelconque, ni indéfinie.

En effet, les matières plastiques sont des composés absolument analogues, au moins au point de vue chimique, aux composés minéraux; il y a donc pour elles, comme pour les substances cristallines, un rapport déterminé entre leur composition chimique et leur forme d'équilibre à la condition n° 1. De même qu'il est possible de distinguer les espèces chimiques — et spécialement les espèces minéralogiques, beaucoup plus complexes — par leurs formes cristallines, de même il doit être possible de distinguer les *espèces plastiques*, les espèces de protoplasmas si l'on préfère, par la forme qu'elles revêtent à la condition n° 1. C'est ce qui arrive en effet. Il est donc permis de conclure que si les plastides affectent, à la condition n° 1, des formes différentes et spécifiques, c'est que leur constitution chimique n'est pas identique, comme tendent, du reste, à le prouver les réactions différentes qu'ils manifestent à l'égard de certaines influences (phototactiques, chimiotac-

tiques, etc.). Par suite, et contrairement à l'opinion de Cl. Bernard, le protoplasma n'est pas une substance monomorphe, et la forme qu'il prend par la croissance (synthèse assimilatrice prédominante) est rigoureusement déterminée dans chaque cas et pour chaque espèce, et toute variation de forme implique une variation *précédente* dans la composition du plastide, comme nous le montrera l'étude de la sporulation. Ces observations, sur lesquelles Le Dantec insiste avec raison, sont extrêmement importantes, car elles nous dévoilent la signification précise de la fonction génératrice, et établissent qu'« il y a un lien immuable entre la morphologie et la physiologie des plastides [1] », et que, par conséquent, la croissance se fait, pour chaque espèce, dans le même sens et de la même manière.

Mais cette croissance, nous l'avons dit, n'est pas illimitée. Tout plastide, dans son milieu de vie élémentaire manifestée, est assimilable à une goutte de liquide non miscible au liquide dans lequel il plonge. Suivant la densité respective des deux liquides ou le degré de la tension superficielle, notre goutte (image théorique du plastide) prendra une forme sphérique en suspension, ou bien s'aplatira et se résoudra en fins filaments mobiles avec les échanges qui s'opèrent et l'agitation du milieu ambiant. Telle est l'origine de la forme des plastides isolés, des protoplasmas nus principalement, car les membranes et les coquilles, en général les organes de soutien, bien qu'évidemment apparus sous l'empire d'une nécessité d'équilibre, peuvent altérer en apparence la forme ordinaire du plastide. Mais cette forme a des dimensions fixes, des longueurs d'axe, par exemple, presque immuables pour chaque espèce. Il faut chercher l'explication de ce fait constant dans une circonstance purement dynamique. Ainsi, dans les émulsions artificielles, les gouttelettes d'huile ont des dimensions déterminées, et aucune masse d'huile ne peut exister ayant une dimension supérieure au maximum que comporte l'agitation,

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 150.

mais, naturellement, ce maximum variera, non seulement avec la puissance de l'agitation, mais encore avec la nature des corps émulsifs et des corps émulsionnés. La cause qui fixe les dimensions d'un plastide donné est de même ordre, car le milieu où évoluent les plastides non miscibles à ce milieu est incessamment agité, et, d'autre part, les plastides eux-mêmes, à la condition n° 1, sont en agitation perpétuelle, puisque leur fonctionnement est le résultat de réactions chimiques se passant en chaque point de leur masse. Les explications qui précèdent rendent compte de certains faits. Ainsi, l'agitation que le mérozoïte manifeste au moment de la mérotomie traduit les changements intimes qui aboutissent à une nouvelle forme d'équilibre. Le mérozoïte nucléé régénère la forme de son espèce, parce qu'elle est la forme nécessaire d'équilibre du plastide considéré dans les conditions données. A la suite d'une assimilation fonctionnelle énergique, le plastide se divise exactement pour les mêmes raisons qu'une goutte d'huile trop volumineuse se divise en deux gouttes d'huile plus petites dans un milieu d'une agitation donnée. Les formes d'involution de certaines bactéries dépendent des variations du milieu de culture, ces variations entraînant, par exemple, une forme différente et des dimensions moindres, une division en plastides de plus en plus petits, etc.

En résumé, « pour un protoplasma de composition chimique déterminée, il y a une forme spécifique déterminée qui est la forme d'équilibre de ce protoplasma à l'état de vie élémentaire manifestée [1] » ; ce protoplasma peut croître, par assimilation fonctionnelle, jusqu'à un maximum de dimension de masse au delà duquel, à la condition n° 1, il se divise nécessairement.

Il est, dans une certaine mesure, possible d'appliquer ce qui précède aux organismes polyplastidaires et même aux métazoaires supérieurs. Mais il faut faire intervenir la synergie des plastides incomplets. Ces plastides, en effet, en raison des

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 148.

conditions qu'ils exigent, ne sont pas tous toujours en état de vie élémentaire manifestée, et ils sont d'autant moins nombreux en cet état, que l'organisme se rapproche davantage de la forme-limite imposée à l'espèce considérée par une adaptation extrêmement compliquée et dont nous ne pouvons même pas pressentir tous les facteurs. Cette forme-limite atteinte, l'assimilation fonctionnelle et la croissance qui en résulte s'auto-régularisent, d'une part, par l'accumulation des substances R, car le pouvoir d'élimination de ces substances ne répond qu'à la forme-limite, et si cette forme-limite tend à être dépassée, les substances R ne pouvant être assez vite éliminées, s'accumulent, entraînant le passage à la condition n° 2 d'un nombre plus ou moins considérable de plastides, et, d'autre part, par la formation de produits parasitaires (éléments générateurs) vivant aux dépens de l'organisme, qu'ils privent de certaines substances Q, et destinés à mener ultérieurement une vie indépendante. L'auto-régulation de l'assimilation fonctionnelle caractérise l'*état adulte*, c'est-à-dire un état tel que, la forme-limite de l'espèce étant atteinte, les rapports réciproques des organes ne peuvent plus changer, et cet état adulte se manifeste à nous, en dehors des conséquences de l'accumulation des substances R et de la destruction des plastides et autres phénomènes cataboliques qui en résultent, par la maturation des produits sexuels et par l'exercice de la fonction génératrice. Ainsi conçue, la fonction génératrice ne diffère pas essentiellement de la bipartition des plastides isolés ; elle est toujours la conséquence d'un accroissement qui tend à dépasser la forme d'équilibre de l'espèce ; mais, par suite d'une synergie de plus en plus étroite et de la multiplicité des influences qui ont agi sur l'espèce, la bipartition, sous l'empire de simples nécessités mécaniques, s'est transformée en une fonction complexe qui, tout en gardant sa signification fondamentale, a perdu sa primitive simplicité physique.

Les phénomènes de régénération, et ceux de cicatrisation et de greffe qui s'y rattachent, semblent en étroite relation avec la conservation, et, par conséquent, la restitution, si elle vient à

être perdue, de la forme d'équilibre de l'espèce. Les expériences faites par Verworn, Balbiani, etc., sur la régénération des mérozoïtes nucléés prouvent, en effet, que le noyau n'intervient pas seul dans la réfection de la forme primitive avec les plus délicats détails de sa structure, mais que les conditions de l'équilibre du plastide dans le milieu considéré agissent aussi pour déterminer l'agencement des matières plastiques de synthèse.

La régénération est le remplacement des parties détruites, et ce remplacement se fait parce qu'il répond à l'équilibre conditionnel de l'organisme et du milieu ambiant. Mais, de même que pour la croissance et la reproduction, ce phénomène, simple chez les monoplastides, subit en apparence de profondes modifications chez les êtres complexes. On distingue habituellement la régénération physiologique ou *régulière* (par exemple, remplacement de l'épiderme, renouvellement de la ramure des cerfs, de la carapace des crustacés, etc.), de la régénération pathologique ou *accidentelle* (par exemple, guérison des fractures, régénération du bras coupé chez un triton, de la pince chez les crustacés, etc.). La première, en effet, est, d'après Y. Delage [1], le remplacement des parties caduques par continuation de l'activité formatrice des parties permanentes, tandis que la seconde est la reproduction de parties qui n'auraient pas dû être enlevées et qui n'auraient pas été formées une seconde fois si elles n'avaient pas été détruites par accident. Mais cette distinction paraît inutile, puisque, dans tous les cas, la régénération répond à une même nécessité. La seule différence qu'il nous semble logique d'établir est celle-ci : un tissu détruit, naturellement ou accidentellement, se régénère ; il n'y a rien d'étonnant à ce que des cellules épithéliales ou conjonctives ou osseuses, reproduisent des cellules épithéliales, conjonctives ou osseuses. Mais on coupe un bras à un triton ou la queue à un lézard, et ce bras ou cette queue repoussent, avec leurs os, leurs muscles, leurs vaisseaux, leurs

1. *Le Protoplasma, l'Hérédité*, etc., p. 92-94.

nerfs, leur derme, mais aussi avec leur disposition, leur forme et leurs relations réciproques, de telle sorte que la régénération du tissu osseux, dans le bras coupé du triton, par exemple, donne lieu, non pas à un simple bourrelet osseux plus ou moins long et volumineux, mais bien aux os de l'avant-bras, du carpe, des métacarpes et des doigts, dans toutes leurs relations normales. Dans ce cas, évidemment, des facteurs différents de ceux qui agissent pour la simple régénération d'un tissu entrent en jeu. Il faut donc distinguer la simple régénération *homogène* d'un tissu, de la régénération *hétérogène* des groupes de tissus ou d'organes, car la première n'est en somme qu'une *reproduction*, que cette régénération soit normale ou pathologique (c'est-à-dire accidentellement ou artificiellement provoquée). Bien qu'intéressant surtout la morphologie, les faits de régénération hétérogène sont néanmoins curieux pour la physiologie générale. Nous nous contenterons cependant, ne pouvant entrer dans le détail, d'indiquer les principes qui semblent régler cette régénération.

Fraisse admet que la régénération se fait au moyen d'éléments histologiques ayant conservé un caractère embryonnaire, mais ce caractère est relatif et paraît quelquefois manquer. Aussi Barfurth a-t-il été plus heureux en exprimant la même règle d'une façon plus souple. Pour lui, la régénération est d'autant plus facile que l'individu est plus prêt de l'état unicellulaire, soit phylogénétiquement (c'est-à-dire plus inférieur et voisin des protozoaires), soit ontogénétiquement (c'est-à-dire plus prêt de l'état d'œuf).

D'autre part, « Ribbert a trouvé que la faculté régénératrice est inversement proportionnelle à celle d'hypertrophie compensatrice. Cela veut dire que lorsqu'on enlève un organe qui n'est pas seul de son espèce, il a d'autant moins de tendance à se régénérer que les organes similaires restants ont plus de pouvoir pour rétablir la fonction. Ainsi, quand on enlève un testicule ou un rein, l'organe symétrique s'hypertrophie facilement ; aussi la régénération est-elle nulle. Si l'on n'enlève qu'une partie d'un rein, il se régénère quelques tubes seule-

ment. Au contraire, quand on enlève une portion d'une glande salivaire, l'hypertrophie compensatrice est nulle, mais la régénération est très active[1]. »

Enfin Y. Delage a constaté que la régénération est inversement proportionnelle à la greffe, à la faculté de se greffer. Mais ceci demande quelques explications, que nous lui empruntons[2].

La greffe n'est, comme la cicatrisation, qu'une régénération circonscrite, mais elle s'en distingue cependant en ce que la partie greffée ne se nourrit pas jusqu'à la reprise et que les tissus en contact ne sont souvent ni de même nature histologique, ni de même espèce taxinomique. Pour que la greffe réussisse, il faut donc que la partie à greffer puisse rester vivante jusqu'à la reprise et que les tissus mis en présence soient de nature compatible.

Rien ne nous fixe *a priori* — quand les cellules n'appartiennent pas au même tissu d'un même individu — sur les causes qui font que les cellules sont compatibles ou incompatibles, prennent ou ne prennent pas. On constate simplement que les cellules compatibles s'attirent, s'aplatissent l'une contre l'autre et deviennent adhérentes par leur paroi, tandis que les cellules incompatibles restent convexes au point de tangence et semblent se repousser. Peut-être ne faut-il voir là qu'un résultat d'actions chimiotactiques encore inconnues.

A ces deux conditions essentielles (nutrition du *greffon* et compatibilité de ses cellules avec celles du *sujet*), il faut en ajouter une autre : *l'orientation*. Il semble résulter, en effet, des expériences de Vöchting, que les cellules ne peuvent se souder que suivant un certain sens. Si l'on change ce sens, la greffe n'a plus lieu. Toutefois, cette orientation ne semble valable que chez les plantes ; chez les animaux, d'après P. Bert, elle paraît beaucoup plus douteuse.

Du reste, entre l'incompatibilité complète et la soudure im-

1. Delage, *op. cit.*, p. 101-102.
2. *Op. cit.*, p. 104-108.

médiate, il y a une foule d'intermédiaires. C'est ainsi que certaines pièces semblent se souder, s'incorporer à l'organisme du sujet (par exemple, greffe de poirier sur pommier); mais au bout d'un certain temps, d'ailleurs variable, ces pièces sont résorbées, ou éliminées ou remplacées par substitution des parties voisines du sujet. L'incompatibilité peut enfin apparaître en des circonstances où elle semble, au contraire, impossible, parce qu'il s'agit de tissus de même nature appartenant à un même animal et présentant d'habitude une soudure facile. C'est ainsi qu'un lombric, un planaire refusent la greffe et même la simple cicatrisation d'une incision. Delage[1] en a conclu qu' « il y a antagonisme entre la greffe et la régénération; les cellules de la plaie refusent de se souder parce qu'elles peuvent faire quelque chose de mieux : régénérer ce qui manque; par contre, la greffe est particulièrement aisée là où l'aptitude à la régénération fait défaut. Les végétaux en sont un exemple ».

Si l'on admet que la régénération répond à des conditions d'un certain équilibre, il est possible d'interpréter la plupart des faits connus et de comprendre la signification des règles qu'ont formulées Barfurth, Rippert et Delage. Mais alors pourquoi la régénération n'a-t-elle pas toujours lieu et constitue-t-elle en réalité une exception? Delage s'est efforcé de répondre à cette objection : « On pourrait peut-être considérer l'amplitude de la régénération, dit-il[2], comme un fait général limité seulement par l'aptitude des segments à vivre assez longtemps pour permettre la régénération et à se nourrir pour en former les matériaux »; en d'autres termes, si la régénération ne se produit pas toujours, c'est que l'assimilation fonctionnelle ne suffit pas, limitée qu'elle est parfois par la quantité de substances Q dont elle dispose et par l'accumulation des substances R qui entraîne le passage de certains éléments à la condition n° 2, à reformer ce qui manque. C'est pourquoi

1. *Op. cit.*, p. 107.
2. *Op. cit.*, p. 98-99.

un axolotl régénère sa queue coupée, mais une queue coupée ne peut régénérer un corps d'axolotl. Dans ce cas, la tendance à la réfection de la forme d'équilibre est supprimée par l'impossibilité de l'assimilation fonctionnelle.

2° Division cellulaire.

Comme nous l'avons établi, la division d'un plastide est la conséquence d'une assimilation fonctionnelle prédominante qui tend à faire dépasser, à ce plastide, sa forme d'équilibre dans le milieu considéré. Il nous faut voir maintenant comment se fait cette division chez les plastides les plus simples et comment ce phénomène, dépendant d'une condition purement mécanique, se complique et se différencie pour aboutir à une fonction en apparence très différente, la génération sexuelle. Pour bien faire comprendre l'enchaînement et les causes de cette différenciation progressive, nous commencerons par l'exposé schématique de la division cellulaire.

A. *Division directe.* — La division cellulaire est directe (amitose) ou indirecte (mitose ou karyokinèse). Seule connue autrefois, la division directe semble cependant plus rare que la mitose; on la rencontre chez les protozoaires, les leucocytes, les cellules sexuelles d'arthropodes et de batraciens et dans certains tissus en voie de régénération. La rareté relative de ce mode de division a fait penser à divers auteurs, notamment à Flemming, qu'elle représente une forme condensée de la mitose, une forme, par conséquent, phylogénétiquement plus jeune. Vom Rath, de son côté, estime qu'elle ne peut donner naissance qu'à des tissus pathologiques incapables de se diviser ultérieurement, et qu'elle marque ainsi le terme de la puissance reproductive des cellules. Mais ces deux opinions tombent du fait que l'amitose a été normalement constatée chez les leucocytes, par exemple, et les cellules sexuelles mâles de la salamandre.

La division directe s'effectue de la manière suivante : le noyau est doué de mouvements amiboïdes, grâce auxquels il

modifie peu à peu sa forme, s'étire en biscuit. Sa partie centrale s'amincit et finit par se rompre. En même temps, la cellule s'étrangle perpendiculairement au sens de la division nucléaire, et bientôt deux cellules distinctes sont constituées. Quelquefois, comme l'a montré Arnold, le noyau se fragmente ou se divise en lobes dont chacun d'eux donne naissance, après bourgeonnement du corps cellulaire, à une cellule.

Dans l'amitose, le noyau garde donc l'aspect et la disposition qu'il possède à l'état de repos. Quant au centrosome, son rôle y est encore peu connu; quelquefois, il ne se divise pas et doit, en conséquence, manquer à l'une des cellules filles; d'autres fois, il se divise, peut même former un petit fuseau, et semble intervenir assez activement, d'après Mevès, dans la division des spermatogonies de la salamandre. Ajoutons enfin que, suivant R. Hertwig, la division, chez beaucoup d'infusoires, se fait par mitose dans le nucléole, et par amitose dans le noyau.

B. *Division indirecte.* — Dans la division indirecte, les phénomènes de la division nucléaire sont beaucoup plus importants que ceux de la division cytoplasmique; ils s'accomplissent, indépendamment et simultanément, les uns dans le noyau, les autres dans le cytoplasma. On peut les grouper en trois phases [1].

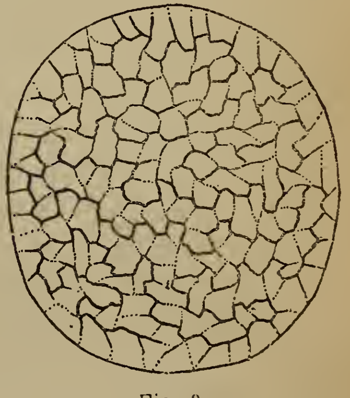


Fig. 9.

a. *Prophase.* — Le premier phénomène est la modification du réseau de linine (fig. 9), dont les mailles se coupent et se rétractent peu à peu dans le filament ou cordon continu, ou spirème (fig. 8, p. 320, et fig. 10). En même temps, la chromatine se distribue plus régulièrement sur ce cordon et le recouvre tout entier.

A la formation du filament continu succèdent, d'abord l'épais-

1. Cf., pour l'explication des termes qui suivent, p. 4 et 318, fig. 7 et 8.

sissement et le raccourcissement de ce filament dont les anses s'écartent les unes des autres et sa transformation en cylindre régulier et homogène, et, en second lieu, la division du cordon en un certain nombre de segments (2 ou 4 chez l'*Ascaris megalocephala*, 12 à 24 chez les animaux, 50, 60 et quelquefois plusieurs centaines chez les végétaux). Ces segments (*anses chromatiques* ou *chromosomes*) préexistent déjà dans les noyaux, d'après la théorie de Rabl (fig. 11, disposition du cordon dans le noyau au repos). Dès la phase du peloton, une segmentation longitudinale du cordon commence, qui s'achève quand les anses chromatiques se sont séparées. Cette division longitudinale a pour effet de répartir également la chromatine entre les anses jumelles.



Fig. 10.

En même temps que ces phénomènes s'accomplissent, le ou les nucléoles diminuent et disparaissent, et la membrane nucléaire se résorbe laissant communiquer le contenu du noyau et le cytoplasma.



Fig. 11.

Ces phénomènes intranucléaires sont accompagnés de phénomènes extranucléaires non moins complexes. Le centrosome, logé dans la sphère attractive, et accolé contre la paroi nucléaire dans laquelle il détermine parfois une petite dépression, s'entoure, au moment où se constitue le cordon, de fines stries rayonnantes qui partent de la couche corticale de la sphère attractive : c'est l'*aster*. Ces stries rayonnantes augmentent à mesure que la vésicule attractive s'éloigne du noyau. Alors, si le centrosome est unique, il se divise, la vésicule prend la forme d'un biscuit, et enfin les deux vésicules ainsi formées, en s'écartant l'une de l'autre, laissent voir de fins filaments achromatiques qui les réunissent (fuseau). Si les centrosomes sont au nombre de deux dès le début, il n'y a naturellement pas

dédoublement, et le *fuseau* se montre dès qu'ils s'écartent. Avec cette phase coïncide la disparition de la membrane nucléaire qui débute au niveau de la dépression où étaient logés le ou les centrosomes.

Les centrosomes et les sphères attractives qui les contiennent, entraînant leur aster, s'écartent de manière à se placer aux deux pôles opposés du noyau, allongeant ainsi les filaments du fuseau et simultanément émettant de nouveaux filaments achromatiques qui vont aboutir aux chromosomes. A cette phase, il y a donc trois sortes de filaments achromatiques, ceux qui constituent les stries rayonnantes des deux asters, ceux qui forment le fuseau et enfin ceux qui unissent les centrosomes et les chromosomes.

b. *Métaphase.* — Cette phase, ou phase de *métakinèse*, représente un stade très court, durant lequel la cellule en division indirecte montre à chacun de ses pôles, un centrosome, dans sa sphère attractive, entourée d'un aster ; de ces centrosomes partent les filaments du fuseau qui vont, sans interruption, d'un pôle à l'autre et des filaments qui semblent s'attacher chacun à un chromosome. Ces chromosomes, divisés en anses jumelles par segmentation longitudinale, sont disposés régulièrement en forme de U ou de V, l'angle orienté vers l'intérieur, au centre de la figure, où leur réunion constitue la *plaque équatoriale* ou *plaque nucléaire*, le sommet de l'anse regardant le pôle où elle doit se rendre (fig. 12, 1). Notons ici, d'abord, que les chromosomes n'affectent pas toujours la forme d'anses (V, U); ils peuvent se présenter comme des bâtonnets ou des globules, mais leur rôle reste le même, et, en second lieu, que, dans certains cas, le centrosome se dédouble et les deux centrosomes qui en résultent se portent aux pôles opposés, sans que l'on aperçoive trace de fuseau central. A ce moment, la membrane nucléaire, encore intacte, se ride et se flétrit, comme si elle devenait trop grande pour son contenu, et simultanément apparaît, autour du noyau, une zone claire qui semble formée par le suc nucléaire, ayant transsudé à travers la membrane.

Quant à l'origine des filaments du fuseau, elle est encore

fort débattue. Guignard, Henneguy, H. Fol, Boveri admettent qu'ils proviennent par différenciation du cytoplasma, comme les stries rayonnantes de l'aster; Butschli, Rabl, les frères Hertwig, les font provenir du réseau nucléaire de linine, parce que le fuseau se montre quelquefois tout entier à l'intérieur du noyau, avant que la membrane nucléaire disparaisse; enfin Ed. Van Beneden, Flemming, Prenant, pensent que le fuseau central ou la partie polaire du fuseau unique provient du cytoplasma, tandis que le fuseau périphérique ou la partie équatoriale du fuseau unique dérive du réseau de linine, dont les filaments se réunissent à ceux venus des pôles [1].

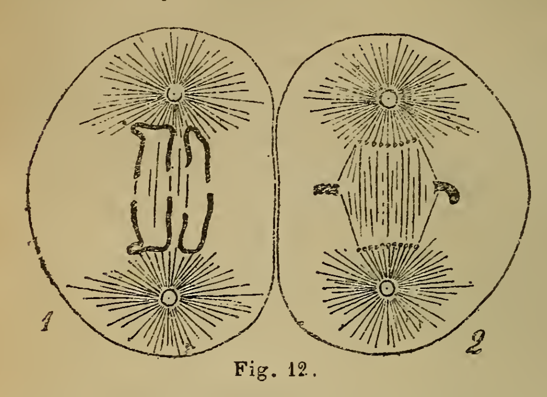


Fig. 12.

c. *Anaphase.* — La métaphase, nous l'avons dit, est de courte durée. On voit aussitôt, en effet, les anses jumelles de chaque chromosome s'écarter l'une de l'autre, en commençant par le sommet, et se diriger vers l'un des pôles comme si les filaments les tiraient à eux. Ainsi entraînées, les anses se réunissent auprès du pôle, sans le toucher ni se toucher entre elles, laissant un petit espace vide qui est le *champ polaire* (fig. 12, 2), champ polaire qui existerait déjà, d'après Rabl, dans le noyau au repos (fig. 11).

Lorsque le champ polaire est constitué, des phénomènes inverses de ceux que nous avons énumérés dans la prophase se produisent. A chacun des pôles, les chromosomes perdent leur disposition régulière, se rapprochent, prennent l'aspect du *peloton segmenté*, puis du peloton lâche et du peloton serré. Enfin le cordon cesse d'être cylindrique, devient irrégulier,

1. Delage, *op. cit.*, p. 75-76.

des mailles se montrent et constituent le *réseau de repos*. En même temps, la membrane nucléaire et les nucléoles réapparaissent, les filaments du fuseau deviennent moins distincts, et s'évanouissent, comme la membrane nucléaire fait son apparition; l'aster disparaît également, la sphère attractive et le centrosome se font moins visibles et se logent dans une dépression de la membrane nucléaire. Chacun des nouveaux noyaux a atteint ainsi l'état de repos.

L'anaphase présente en outre un phénomène accessoire: la formation de la *plaque cellulaire*. Ce phénomène ne se montre nettement que dans les cellules végétales. Voici en quoi il consiste. Exactement dans le plan équatorial, sur chacun des filaments unissants, apparaît une petite nodosité. L'ensemble de ces nodosités, toutes situées dans le même plan, constitue la plaque cellulaire, destinée à former la cloison de séparation entre les deux cellules filles, cloison qui se revêtira plus tard de cellulose. Chez les animaux, cette disposition n'existe pas. Flemming cependant y a parfois signalé l'apparition de petits corpuscules chromatiques (corps intermédiaires) qui disparaissent après la division et que Prenant a assimilé aux nodosités de la plaque cellulaire des végétaux.

d. *Division du corps cellulaire.* — Elle commence au moment où les anses chromatiques atteignent les pôles. Un sillon naît en un point, exactement dans le plan équatorial du fuseau, et le tour est complet quand les asters disparaissent. Ce sillon s'approfondit peu à peu et coupe la cellule mère en deux cellules filles, dont chacune contient un noyau rigoureusement semblable, mais peut présenter des masses fort inégales de cytoplasma. Si l'une des deux cellules est plus petite que l'autre (segmentation inégale), on dit qu'il y a *bourgeonnement*, mais il est facile de voir que ce bourgeonnement ne se distingue par rien d'essentiel de la mitose.

O. Hertwig a cherché à déterminer la place du plan de division, autrement dit la direction du fuseau, puisque le plan de division est le plan équatorial du fuseau prolongé. D'après lui, cette direction est parallèle à la direction de la grande masse

du cytoplasma. Delage [1] ajoute: parallèle ou perpendiculaire, car, dans la segmentation des œufs, il arrive souvent que le plan de division sépare une étroite calotte au *pôle animal*, quand le lécithe est très abondant, ce qui prouve que le fuseau était perpendiculaire au disque de cytoplasma qui formait ce pôle.

Il peut enfin arriver que la division du corps cellulaire ne suive pas celle du noyau. Il subsiste alors plusieurs noyaux dans la cellule, état qui est ou permanent, comme chez les Vauchéries, ou transitoire, la division du cytoplasma se produisant ultérieurement et n'ayant été que retardée, comme dans le sac embryonnaire des phanérogames.

e. *Interprétation de la karyokinèse.* — S'il est facile d'interpréter, par les conditions mécaniques d'équilibre d'une substance donnée dans un milieu donné, la division directe, il ne semble pas en être de même des phénomènes autrement complexes de la mitose. Cependant, diverses observations permettent de croire que le sens de l'interprétation de la division des plastides ne change pas, quelles que soient les formes qu'affecte cette division.

Tout d'abord, il paraît évident, contrairement à l'opinion de Bütschli, que le noyau est une différenciation du protoplasma, puisque ce noyau semble manquer, chez quelques-uns des organismes les plus inférieurs ; comme ces organismes assimilent, croissent et conséquemment se divisent, il faut bien admettre que leur protoplasma renferme le *groupement P* (p. 14-16). Or, dans les cellules à noyau différencié, nous savons par les expériences de mérotomie (pour le cytoplasma), et par les expériences de Verworn (pour le noyau *nu*), que ce groupement P n'appartient exclusivement ni au cytoplasma, ni au noyau, puisque, séparées l'une de l'autre, ces deux parties dégénèrent toujours. On en peut conclure, quelle que soit la distribution des matières plastiques de la cellule dans le cytoplasma et le noyau, que les phénomènes d'activité, à la condi-

1. *Op. cit.*, p. 78.

tion n° 1, sont *successifs*, c'est-à-dire que les substances Q agissent d'abord sur le cytoplasma qu'elles modifient, que ce cytoplasma modifié agit sur le noyau, lequel réagit à son tour sur le cytoplasma, qui enfin modifie le milieu en lui restituant des substances R (p. 326 et suiv.). Il convient de remarquer que c'est la différenciation des organites de la cellule qui a rendu cette succession nécessaire, car les organites différenciés sont devenus non miscibles, dans les conditions normales, au cytoplasma, de même que ce cytoplasma est non miscible au liquide dans lequel il baigne. Les conditions mécaniques, qui font que le plastide doit se diviser quand il a atteint certaines dimensions-limites, agissent donc également sur les organites différenciés par rapport au cytoplasma, car les conditions d'équilibre de ces organites dans le protoplasma sont de même ordre que celles du cytoplasma dans le liquide ambiant. Ceci explique pourquoi des divisions nucléaires peuvent ne pas être suivies de division du corps cellulaire et que Demoor ait pu anesthésier le cytoplasma des cellules des poils staminaux de *Tradescancia* sans empêcher la division nucléaire.

Si la division des organites différenciés de la cellule (et cette division a été constatée pour tous) est subordonnée à des conditions d'un certain équilibre au sein de ce protoplasma, la signification de la karyokinèse tout entière s'éclaire. On comprend spécialement pourquoi la division des organites est si exacte. Ces organites baignent, en effet, dans un liquide d'une composition fixe et sensiblement invariable, comme la leur du reste. Quand les conditions sont telles, par suite de la croissance, qu'ils doivent se diviser, ils ne le peuvent faire qu'en donnant naissance à deux masses égales et de même constitution, puisque, s'il en était autrement, c'est que la nature du liquide émulsif (cytoplasma) ne serait pas partout la même, ou bien que la composition des organites varierait, ce qui est contraire à ce que nous savons. Il en résulte que la mitose n'est qu'une forme, compliquée par la différenciation des organites cellulaires, de la division directe. Delage, tout en méconnaissant la cause essentielle de toute division, n'en a pas

moins saisi le sens. « Ce qu'il y a d'essentiel dans la division indirecte, dit-il[1], c'est la division directe » qu'il retrouve dans la division du centrosome, des chromosomes, etc. Mais il ne faut pas oublier que les conditions qui déterminent l'égalité de la bipartition des organites différenciés peuvent ne pas exister pour le corps cellulaire, par exemple, quand le cytoplasma renferme des matières lécithiques inégalement distribuées. Dans ce cas, il y a segmentation inégale, parce que, dans un liquide émulsif donné, les dimensions des gouttelettes émulsionnées sont subordonnées à la nature de ces gouttelettes, et comme cette nature n'est pas partout la même, à cause de la présence du lécithe, il est naturel que ces gouttelettes n'aient pas la même dimension. Cette différence n'agit, d'ailleurs, en rien sur la division du noyau qui, lui, baigne toujours dans le cytoplasma pur. Comme les réactions sont successives, que le milieu (substances Q et réserves) agit d'abord sur le cytoplasma qu'il modifie, le cytoplasma modifié sur le noyau qu'il modifie à son tour, « il résulte de l'inégalité de la division cytoplasmique, dit avec raison Delage[2], que la différenciation cellulaire qui accompagne la division est d'origine cytoplasmique et non nucléaire. C'est par leur cytoplasma que deux cellules filles, issues d'une même cellule mère, diffèrent d'abord, et s'il s'établit des différences dans leurs noyaux, ce ne pourra être que *consécutivement* aux différences cytoplasmiques et comme un effet de celles-ci. »

Cette interprétation de la karyokinèse n'explique que les faits généraux ; elle laisse de côté certains phénomènes, comme la formation des asters et du fuseau, la marche des anses chromatiques, etc., pour lesquels il faut faire intervenir d'autres causes et notamment des actions osmotiques et chimiotactiques. Ces actions jouent certainement un grand rôle, mais nous ne pouvons y insister ici, nous contentant d'indiquer, dans ses grandes lignes, le sens qu'il convient d'attribuer à la division cellulaire.

1. *Op. cit.*, p. 757.
2. *Op. cit.*, p. 759.

3° Multiplication, sporulation et conjugaison.

La division cellulaire représente la reproduction schématique des cellules, en tant que plastides considérés isolément. Quand cette cellule constitue à elle seule un organisme indépendant, le schéma de la reproduction se modifie, bien que sa signification mécanique reste aussi simple ; il se modifie encore bien davantage quand ce n'est plus le plastide qui se reproduit, mais l'individu résultant de la synergie d'une multitude de plastides associés, puisque, dans ce cas (et en dehors du fait que la cellule d'un tissu peut se reproduire) la tendance à la rupture de l'équilibre conditionnel se manifeste par l'émission d'un ou de plusieurs plastides qui reproduisent ultérieurement, sous la seule influence de conditions favorables, l'être polyplastidaire dont ils sont issus.

Entre la forme la plus simple (division cellulaire directe) et la forme la plus complexe de la génération (reproduction sexuelle avec éléments mâle et femelle différenciés), il existe une foule d'intermédiaires. On peut distinguer d'abord la multiplication de la reproduction. La *reproduction* se fait à l'aide d'un élément qui se détache de l'organisme avant d'entrer en évolution ; la *multiplication* a lieu sans cet élément et par *scission* ou *bourgeonnement* intéressant, sans différenciation préalable, une partie plus ou moins considérable de la masse du parent.

Quant à la reproduction, elle est ou *asexuelle* (sporulation), quand la cellule qui sert de point de départ à l'être nouveau ne présente aucun caractère particulier, mâle ou femelle, ou *parthénogénésique*, quand cette cellule présente des caractères femelles, ou *demi-sexuelle* (conjugaison), quand cette cellule résulte de la fusion préalable de deux cellules, ou de leurs parties essentielles, non différenciées en élément mâle et femelle, ou *sexuelle* enfin, quand cette cellule résulte de la fusion de deux éléments différenciés, mâle et femelle. Weismann appelle *amphimixie* les formes de la reproduction où l'intervention préalable de deux cellules, différenciées ou non, au point de vue

sexuel, est nécessaire pour que l'œuf, devenu plastide complet, puisse évoluer et reproduire le parent.

A. *Multiplication.* — La multiplication affecte deux formes :

a. *Scissiparité.* — Elle consiste essentiellement en une division du corps en deux parties qui se ressemblent presque complètement. Ce mode de multiplication, très fréquent chez les protozoaires et les protophytes, est absolument analogue à la division cellulaire que nous avons précédemment décrite, et sa signification est, en conséquence, exactement la même.

La scissiparité existe aussi, quoique beaucoup plus rarement, chez les métazoaires inférieurs. On la rencontre cependant chez les actinies, où le plan de division passant par l'axe du corps sépare l'être en deux moitiés égales qui, une fois libres, se complètent par soudure des lèvres de la plaie et accroissement consécutif. Les polypiers se divisent de la même manière, mais, les individus nouveaux restant attachés par leur pied, le phénomène contribue à la ramification de la colonie. Les astéries et les ophiures se divisent en parties inégales qui se complètent ensuite ; il en est de même chez quelques plathelminthes et annélides oligochètes. Il faut remarquer que ce phénomène se rapproche alors sensiblement de la régénération.

Weismann croit que la scission n'est qu'une régénération d'une moitié du corps par l'autre, dans laquelle le travail de régénération précéderait de plus ou moins loin la séparation ou *autotomie* normale des deux moitiés [1], et les observations de F. Wagner sur une planaire (*Microstoma lineare*) tendraient à vérifier cette opinion.

D'ailleurs, la scission ne donne pas toujours lieu à la séparation de masses égales. Dans certains cas, l'une des parties est plus volumineuse, garde les organes essentiels, tandis que l'autre, plus petite, doit se compléter et se complète généralement avant la séparation. C'est ce qui arrive chez les *Naïs*, les *Myrianides*, chez le *Scyphistome* de certaines méduses, etc.

B. *Gemmiparité.* — La gemmiparité, ou bourgeonnement,

1. *Op. cit.*, p 319.

beaucoup plus fréquente que la scissiparité, s'en distingue en ce que le bourgeon se forme de cellules à caractères embryonnaires qui se différencient ultérieurement, sans que ces cellules puissent jamais comprendre d'organes qui persistent comme tels dans le nouvel être.

Un certain nombre d'animaux se reproduisent par bourgeonnement. Chez les *Vorticelles*, on voit se former, à la partie opposée au pédoncule, de petits mamelons qui s'étranglent et se séparent, emportant chacun un fragment du noyau qui s'était avancé à leur intérieur. Certaines éponges donnent naissance, d'après Vosseur, à de petits bourgeons ciliés, qui se détachent de la mère et vont se fixer ailleurs pour grandir et se développer en un animal nouveau. Chez les actiniaires, la multiplication se fait en partie par bourgeonnement ; elle se fait exclusivement de la sorte chez les alcyonnaires ; il en est de même chez les bryozoaires. Chez les ascidies composées, le bourgeonnement peut avoir lieu par l'individu non adulte, comme cela se voit chez d'autres tuniciers, les *Pyrrosomes*, où l'embryon lui-même bourgeonne et donne naissance à quatre individus qui sont la souche de la colonie. Chez les trématodes, l'adulte se transforme en une sorte de sac qui bourgeonne, à son intérieur, de nombreux individus ; de même chez quelques cestodes, où la vésicule du cysticerque bourgeonne, à son intérieur, soit des individus céphalés (échinocoques), soit des acéphales (acéphalocystes). Enfin, chez les plantes, la ramification tout entière est due au bourgeonnement [1].

Les cellules bourgeonnantes proviennent, tantôt des trois feuillets primordiaux, tantôt de deux, comme chez les bryozoaires, tantôt enfin d'un seul, et particulièrement de l'ectoderme, comme chez l'hydre, où, d'après F. Wagner, l'ectoderme donne le bourgeon, mais produit à sa face profonde des cellules qui constituent le nouvel endoderme. Dans le cas où les éléments du bourgeon proviennent des trois feuillets, ces éléments, ou bien se trouvent déjà réunis, et il suffit d'un simple diverticu-

1. Delage, *op. cit.*, p. 112, note.

lum pour constituer le bourgeon, comme chez les cœlentérés, ou bien, n'étant pas réunis, ils doivent préalablement prendre part à la formation d'un organe spécial, le *stolon*, qui devient l'origine du bourgeon, comme chez les tuniciers.

Chez les végétaux supérieurs, la zone génératrice de l'extrémité de la tige présente trois couches de cellules initiales, dont la superficielle forme l'épiderme, la moyenne l'écorce et la profonde le cylindre central. Mais, dans des cas plus simples, chaque bourgeon axillaire présente une cellule terminale qui fait tous les frais de l'accroissement. Chez un grand nombre de plantes inférieures, une seule cellule terminale fournit tous les éléments qui prennent naissance à l'extrémité de la tige. Il est vrai que ces parties ne se séparent pas normalement; mais les bourgeons n'en constituent pas moins des individus complets, qui peuvent vivre indépendants quand on leur fournit le moyen de former des racines.

Le fait d'une seule cellule servant d'origine au bourgeon est beaucoup plus rare chez les animaux ; on l'a signalé cependant chez certains hydraires.

Le bourgeonnement a la même signification que la division; il répond à la nécessité d'une forme d'équilibre dans des conditions déterminées. Naturellement, cette forme d'équilibre et les dimensions corrélatives varient avec les individus et avec les conditions. L'excès de masse, résultant d'une assimilation énergique, se porte en un point que déterminent non seulement la forme et l'agencement de l'être et la qualité de plastides complets des cellules appelées à bourgeonner, mais aussi, dans certains cas, une excitation accidentelle, érosion, piqûre d'insecte, etc. Le bourgeon peut ou non se séparer, suivant les conditions d'équilibre auxquelles l'organisme est adapté ; mais s'il se sépare, son ontogenèse est tout à fait comparable à celle d'un individu né d'une spore ou d'un œuf parthénogénétique, comme on le constate chez les ascidies.

B. *Sporulation.* — La reproduction par spore se distingue, d'une part, du bourgeonnement en ce que la cellule reproductrice ou bourgeonnante se sépare de l'individu d'où elle pro-

vient avant toute évolution ; d'autre part, de la parthénogenèse en ce que l'élément reproducteur, la spore ou cellule bourgeonnante, n'a aucun caractère sexuel, tandis que l'œuf parthénogénétique a des caractères nettement femelles, tant par sa constitution que par les phénomènes préalables qu'il présente.

La reproduction par spores se rencontre surtout chez les végétaux cryptogames, où elle fait en général partie du cycle évolutif que caractérisent des générations alternantes. Chez beaucoup de champignons et chez certaines algues, particulièrement les bactéries, elle existe à l'exclusion de toute reproduction sexuée. Dans le règne animal, on ne la retrouve que chez les protozoaires et surtout chez les sporozoaires, grégarines et coccidies.

Ce qui caractérise la sporulation, c'est qu'elle est généralement le résultat de circonstances peu favorables, de la condition n° 2. Les levures, à la condition n° 1, assimilent et bourgeonnent, mais si l'accumulation des substances R (alcool) les fait passer à la condition n° 2, elles s'enkystent et donnent naissance à des spores *plus petites*, qui, dans des conditions favorables, donnent par bourgeonnement de nouvelles cellules de levure. Il en est de même chez les bactéries, qui, lorsque le milieu change défavorablement, se divisent en articles et sporulent. Les spores qui en résultent, mises en liberté par rupture des cellules mères, germent et reproduisent la bactérie dans des conditions favorables ; elles sont remarquables par leur résistance aux caùses de destruction, en raison de la nature de la membrane qui les enveloppe et les protège.

Chez les *Nostocs*, il n'y a que les grosses cellules incolores (hétérocystes) qui cutinisent leurs parois et donnent des spores. Chez des algues unisériées (*Ædogonium*), certaines cellules contractent leur protoplasma en une petite masse qui, mise en liberté par rupture, devient une spore mobile (zoospore), laquelle se fixe ultérieurement, se segmente et reproduit l'algue. La sporulation existe encore chez les mousses et les cryptogames vasculaires, où elle prend place dans le cycle des générations alternantes, la mousse dérivant de la spore

et produisant l'œuf, la fougère, au contraire, dérivant de l'œuf et produisant la spore.

Chez les protozoaires, la sporulation n'est pas différente de ce qu'elle se montre chez les protophytes. Mais c'est surtout chez les sporozoaires que sa signification se précise. En effet, l'*Hemamœba Laverani quartana*, qui existe dans le sang, à la condition n° 2, sous forme d'un très petit sporozoïte, trouve sa condition n° 1 dans l'intérieur de l'hématie où il se développe et grossit beaucoup. Mais comme l'hématie est un milieu très restreint, ce milieu se modifie nécessairement en raison du fonctionnement continu de l'hemamœba, et les formes d'équilibre de cet hemamœba suivent ces variations. Par suite, il arrive un moment où le sporozoaire sporule, c'est-à-dire que ses dimensions doivent être plus petites pour répondre aux conditions d'équilibre.

« Ce phénomène de sporulation, dit Le Dantec[1], se produit presque toujours chaque fois qu'un plastide se trouve accidentellement dans un milieu très restreint. Il a lieu, par exemple, pour les flagellates, — qui, normalement libres dans les infusoires, se divisent normalement par bipartition, — lorsque l'un d'eux se trouve, par suite de circonstances extérieures, entouré d'un kyste produit par son activité même; il se trouve, dans ce kyste, comme le sporozoaire dans la cellule-hôte et s'y divise en un très grand nombre de petites zoospores; chaque zoospore, mise en liberté dans un vaste milieu, évolue comme dans un milieu illimité; elle grossit en acquérant des formes variées pour chaque volume de son corps (comme la goutte d'eau du robinet qui grossit imperceptiblement, mais sans cesse, jusqu'à ce que son poids l'emporte et la détache), puis le flagellate se divise par bipartition quand il est devenu assez grand, et continue de le faire tant qu'il reste libre. Qu'à un moment donné les conditions de milieu déterminent la formation d'un kyste autour de lui, il sporulera de nouveau à son intérieur et ainsi de suite. »

1. *Op. cit.*, p. 167

De ce qui précède, nous sommes autorisé à conclure que la sporulation — qui alterne presque partout avec d'autres formes de génération et qui apparaît, dans ce cycle, au moment et comme conséquence d'une modification du milieu — manifeste exactement, comme la division simple, la forme d'équilibre de la matière vivante dans un milieu déterminé. Mais tandis que la division ou le bourgeonnement ne comportent pas, pour se produire, de modification dans la composition de ce milieu, la sporulation indique, au contraire, une modification de ce milieu déterminée par l'épuisement des substances Q ou l'accumulation des substances R. La sporulation, en définitive, traduit la forme d'équilibre d'un plastide dans des conditions différentes (et défavorables) de celles qu'il supporte normalement. En raison même des circonstances qui lui donnent naissance, la spore est à la condition n° 2 et ne peut germer que lorsqu'elle se trouve, par suite de conditions plus heureuses, capable de vie élémentaire manifestée. La division et le bourgeonnement sont la conséquence de l'assimilation fonctionnelle en milieu *illimité* et invariable, la sporulation est la conséquence du fonctionnement en milieu *limité* et par suite aisément modifiable par le fonctionnement. Ces formes de reproduction sont donc subordonnées aux conditions de l'équilibre dans des milieux donnés.

C. *Conjugaison.* — Dans la reproduction par spores, la cellule génératrice germe sans avoir besoin du concours d'un autre élément, c'est-à-dire que, représentant un plastide complet, elle assimile et se développe aussitôt qu'elle trouve les conditions nécessaires à sa vie élémentaire manifestée. Il n'en est pas de même dans la conjugaison. Dans ce mode, en effet, la cellule génératrice est formée de la fusion totale ou partielle de deux éléments, et cette cellule ne peut germer, reproduire un nouvel être qu'à cette condition.

On appelle *gamètes* les éléments qui se conjuguent, pour les distinguer et des spores asexuées et des éléments sexuels vrais. Les gamètes, en effet, ne se distinguent pas, en général, l'un de l'autre et n'affectent que des caractères sexuels très peu ac-

cusés. C'est pourquoi Delage les définit : des éléments sexuels nullement ou incomplètement différenciés en mâles et femelles [1]. Nous verrons cependant que, dans la conjugaison, on peut passer par des transitions presque insensibles, des gamètes ou éléments absolument pareils à des gamètes suffisamment différenciés pour qu'on y reconnaisse les principaux caractères sexuels du spermatozoïde et de l'ovule.

Enfin, il faut distinguer la conjugaison *totale*, dans laquelle les deux gamètes se fondent en un seul élément qui est le point de départ d'une évolution nouvelle, de la conjugaison *partielle*, conjugaison des infusoires ou *copulation*, dans laquelle les deux gamètes, après avoir échangé des parties de leur noyau et de leur cytoplasma, se séparent pour donner chacun naissance à de nouvelles générations. On réunit d'habitude l'étude de ces deux conjugaisons qui semblent des phénomènes similaires ; mais nous verrons plus loin qu'en réalité ces deux modes de reproduction ont des significations très différentes. Nous allons donc les examiner successivement.

a. *Conjugaison totale*. — Dans cette conjugaison, comme nous l'avons dit, les deux gamètes se rencontrent, s'accolent et se fusionnent complètement en une seule masse. Mais il ne semble pas que cette fusion soit un simple mélange, car il y a *contraction* de la masse, et le volume de la cellule, de l'œuf issu de la conjugaison est toujours moindre que la somme des volumes de deux gamètes. Ce fait indique qu'il y a véritablement combinaison chimique et comme cette combinaison met le plastide à même d'entrer en état de vie élémentaire manifestée, nous sommes porté à croire qu'elle vient compléter la série — incomplète avant la conjugaison dans chacun des gamètes — des matières plastiques nécessaires à la condition n° 1.

La conjugaison totale ne se rencontre que chez les plantes inférieures et quelques protozoaires. Elle affecte plusieurs formes. Dans l'*isogamie*, les deux gamètes sont exactement sem-

1. *Op. cit.*, p. 117.

blables, représentés tantôt par des cellules ordinaires, immobiles, tantôt par des zoospores. On trouve des exemples de reproduction par gamètes isogames immobiles, chez certaines algues, *Zygogonium*, *Closterium*, etc., et chez les grégarines, parmi les protozoaires. La reproduction par gamètes isogames mobiles (zoospores) se rencontre chez les *Acetabularia, Ulotrix* et autres algues inférieures. L'*Acetabularia mediterranea*, par exemple, algue unicellulaire à structure continue, se termine par un épanouissement en forme d'ombelle, où se différencient les zoospores. Celles-ci, mises en liberté dans l'eau, constituent des gamètes ovoïdes, munis de deux cils vibratiles et tous semblables, qui se conjuguent deux à deux, par fusion totale, pour former l'œuf.

Quand les deux gamètes diffèrent, soit par la manière dont ils se comportent, soit par leur taille et leur conformation, soit par les unes et les autres, il y a *hétérogamie*. D'où trois cas, suivant que ces différences sont plus ou moins accusées.

Dans le premier cas, les deux gamètes sont semblables, mais l'un des gamètes quitte sa loge pour passer dans celle de l'autre qui reste ainsi immobile. Chez les *Spirogyra*, par exemple, les cellules successives de deux filaments parallèles se conjuguent ainsi toutes ensemble ; et presque toujours toutes celles d'un même filament sont mobiles ou immobiles. Quand les gamètes, au lieu d'être primitivement immobiles, sont mobiles (zoospores), l'un des deux se fixe et est rejoint par l'autre qui se fusionne avec le premier. Ainsi, chez les *Ectocarpus*, l'une des zoospores se fixe par un de ses deux flagellums et rétracte l'autre dans le corps protoplasmique. Nous trouvons évidemment là une première différenciation vers la sexualité, le gamète qui se déplace, affectant certains caractères mâles, le gamète qui reste ou devient immobile, affectant certains caractères femelles.

Dans le second cas, les gamètes sont hétérogames par la taille dès le début, qu'ils soient immobiles ou mobiles, et alors la plus grosse zoospore est la *macrospore* ou gamète femelle et la plus petite la *microspore* ou gamète mâle. On trouve des

exemples de cette hétérogamie chez certaines algues phœosporées et particulièrement les *Zanardinia* (fig. 13). Chez les radiolaires, où cette hétérogamie semble aussi exister, on n'est pas fixé sur la signification exacte des spores qui se forment.

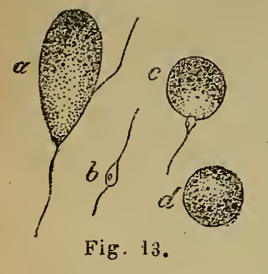


Fig. 13.

Dans le troisième cas enfin, la sexualité s'accuse de plus en plus, et l'hétérogamie se confond presque entièrement avec la reproduction sexuée. Chez les *Fucus* et les *Volvox*, il y a un gamète volumineux et immobile, et un gamète petit et mobile. Chez les *Peronospora*, le gamète femelle est également volumineux et immobile, mais le gamète mâle a la forme d'une petite cellule qui se soude à l'ovule et lui passe son contenu protoplasmique absolument comme le grain de pollen avec son boyau pollinique [1].

Nous nous trouvons de la sorte insensiblement amené à la reproduction sexuelle vraie. Il en résulte que tous les phénomènes de conjugaison totale par isogamie ou hétérogamie et de reproduction sexuelle doivent recevoir la même interprétation. Mais il faut dès maintenant faire ressortir que les gamètes isolés ne peuvent évoluer, ni entrer par conséquent en état de vie élémentaire manifestée, qu'ils dégénèrent, si la conjugaison n'intervient pas. Ce fait semble indiquer que ces gamètes sont des plastides auxquels il manque, pour fonctionner, précisément ce que les autres gamètes leur apportent par la conjugaison; ce sont donc des plastides incomplets. En étudiant la conjugaison sexuelle ou fécondation, nous aurons à revenir sur cette conclusion.

b. *Conjugaison partielle.* — Cette conjugaison est très différente de la précédente, car les gamètes, toujours isogames, ne se fusionnent pas définitivement, mais reprennent leur indépendance, après avoir échangé une partie de leur noyau et probablement des matières cytoplasmiques plus ou moins abon-

1. Delage, *op. cit.*, p. 120-121.

dantes. Cette conjugaison, étudiée surtout par Maupas [1], se rencontre chez les noctiluques et chez beaucoup d'infusoires. Voici en quoi elle consiste essentiellement (fig. 14). Deux individus, en apparence identiques, se rapprochent, s'accolent par leurs membranes, qui se percent bientôt d'un orifice par lequel les cytoplasmas communiquent. En même temps, dans chacun de ces gamètes, le *macronucleus* se résorbe, tandis que le *micronucleus* se divise deux fois, par mitose, en deux parties, constituant ainsi quatre petits noyaux, dont trois se résorbent. Le quatrième se divise de nouveau en deux, dont l'un persiste et demeure en place, tandis que l'autre, à travers la communication, va rejoindre la partie immobile qui résulte de la même division successive de l'autre gamète. Il y a donc, dans chaque individu, un noyau immobile qui représente, d'après Maupas, le pronucleus femelle, et un noyau mobile qui représente le pronucleus mâle. Le noyau mobile de l'un s'étant conjugué, sans se fusionner complètement, avec le noyau immobile de l'autre, l'élément qui résulte de cette union se divise de nouveau en deux, et les deux gamètes, ainsi régénérés, se séparent, redeviennent libres, au moment où le nouveau noyau de chaque individu se divise encore pour former le macronucleus et le micronucleus. Puis la scissiparité reprend et continue. Ajoutons encore que les trois petits noyaux qui se résorbent (et dont deux proviennent naturellement de la division de l'un des demi-micronucleus primitifs) sont assimilés par les auteurs aux *globules polaires* de l'ovule des métazoaires et spécialement des mollusques.

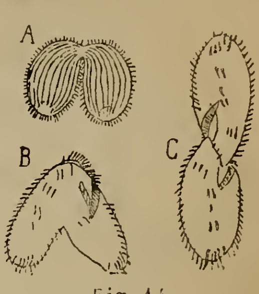


Fig. 14.

Quelle interprétation convient-il maintenant de donner à cette conjugaison partielle ? Quelle signification précise peut-elle avoir au point de vue de la physiologie générale ? C'est ce qu'il importe d'examiner.

1. *Recherches sur la multiplication des infusoires ciliés* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1888, p. 165-277).

D'après Maupas, les infusoires ciliés, au bout d'un certain nombre de bipartitions, deviennent incapables de se diviser de nouveau, bien que demeurant dans un milieu illimité qui remplit toutes les conditions nécessaires à la vie élémentaire manifestée de leur espèce. On dit alors qu'ils sont *sénescents*. Cet état, qui ne provient ni de la diminution des substances Q ni de l'accumulation des substances R, car le milieu est illimité, a pour conséquence de faire passer l'infusoire à la condition n° 2. Mais si, comme l'a établi Maupas, ce plastide à la condition n° 2 rencontre un autre plastide dans la même condition, il y a conjugaison partielle, *rajeunissement karyogamique*, pourvu que ce nouveau plastide ne provienne pas, par bipartitions successives, du même infusoire que son conjoint ou bien qu'il ait évolué dans des milieux différents.

Il suffit de raisonner sur les circonstances que nous venons d'exposer pour comprendre la signification du rajeunissement karyogamique. En effet, si tous les infusoires ciliés provenant par bipartitions d'un même infusoire cilié deviennent sénescents en même temps et dans un milieu constamment favorable aux réactions de leur vie élémentaire manifestée, c'est que, évidemment au bout de ces n bipartitions, il manque à tous ces infusoires une des substances plastiques nécessaires aux réactions de la condition n° 1, puisque le milieu est resté, par hypothèse, invariable quant à sa composition, et cette disparition d'une des substances plastiques nécessaires n'est pas due à une division inégale, puisque tous les infusoires de la même lignée deviennent simultanément sénescents. Comment se fait donc cette disparition ? C'est à cette question que Le Dantec répond par l'hypothèse suivante [1] :

« Soient a_1, a_2, a_3... a_p, les substances plastiques de A au temps T_0, chacune avec sa quantité propre à ce moment ; la somme de ces diverses quantités représente donc le terme a de l'équation (I) :

$$(I) \qquad a + Q = \lambda a + R.$$

1. *Op. cit.*, p. 160-161.

« Eh bien, pour rendre compte des phénomènes de sénescence des infusoires de Maupas, nous sommes naturellement amenés à remplacer cette équation (I) par la suivante :

$$(II) \qquad a + Q = \lambda_1 a_1 + \lambda_2 a_2 + \lambda_3 a_3 \ldots + \lambda_p a_p + R,$$

dans laquelle λ_1, λ_2, $\lambda_3 \ldots \lambda_p$, sont des coefficients fonctions du temps, très peu différents pour un temps relativement court, mais le devenant sensiblement quand le temps augmente. Cette équation explique qu'une variation, inappréciable au bout de deux bipartitions, devienne très nette au bout d'un temps assez long.

« Au point de vue qualitatif, les réactions chimiques ne dépendent pas, en général, des quantités de réactifs mis en présence ; mais il n'en est pas de même au point de vue quantitatif, et l'on conçoit très bien que, dans une série de réactions comme celle dont l'équation (II) donne le résultat, les coefficients $\lambda_1, \lambda_2, \ldots \lambda_p$, dépendent des quantités de substances mises en jeu au début.

« Nous l'avons vu tout à l'heure, il est certain, quand la sénescence a lieu, qu'il manque dans chaque plastide au moins une des substances plastiques ; il faut donc que λ, par exemple, qui est fonction du temps, soit nul au temps T_1.

« Pour un autre plastide de la même espèce, ayant évolué, soit dans des conditions différentes, soit avec un point de départ quantitatif différent, ce pourrait être une autre substance, a_2, qui manquerait dans tous les produits de la n^{me} bipartition. »

Ces considérations rendent compte des phénomènes et des circonstances du rajeunissement karyogamique. Elles expliquent pourquoi les infusoires ciliés et certains acinétiens deviennent sénescents, au bout d'un nombre généralement considérable de divisions ; pourquoi le rajeunissement ne peut se faire qu'avec un autre gamète — isogame en apparence, mais hétérogame en réalité — qui a évolué sous des conditions internes ou externes différentes et chez lequel, par conséquent, la substance plastique disparue n'est pas la même que chez l'individu

considéré ; pourquoi des gamètes consanguins, pour ainsi dire, ne se conjuguent pas, dans ces conditions, tandis que des gamètes, se complétant réciproquement, s'attirent sous des influences positivement chimiotactiques ; pourquoi l'échange est réciproque et limité à quelques-unes des substances nucléaires, indispensables à la synthèse assimilatrice ; pourquoi la fusion des gamètes n'est pas complète, étant inutile, la matière plastique disparue représentant une masse assez peu importante pour n'altérer ni la forme d'équilibre du plastide ni ses caractères spécifiques, et pourquoi, enfin, les gamètes se séparent, l'échange opéré, les substances plastiques réciproquement complétées, pour recommencer un cycle de bipartitions qui aboutira aux mêmes phénomènes consécutifs de sénescence et de rajeunissement.

Mais il est facile de comprendre que la conjugaison des infusoires n'a pas du tout la même signification que la division ou la multiplication. Elle ne répond pas à la conservation de la forme d'équilibre, à la condition n° 1, à laquelle elle se superpose accidentellement, mais à la conservation, sous une influence chimiotactique positive, des matières plastiques nécessaires à la condition n° 1. D'autre part, elle fournit une interprétation précieuse des phénomènes de conjugaison qui se montrent dans la reproduction sexuelle, car ces phénomènes traduisent, dans chacun des éléments mâles ou femelles, un déficit de certaines substances plastiques qui provient de leur état d'endoparasites évoluant dans un milieu limité. Quant aux conditions d'équilibre, elles se manifestent, d'une part, par l'émission de cellules génératrices destinées à être éliminées quand la forme-limite est atteinte ; d'autre part, par la division successive de ces cellules, qui aboutit précisément à ce déficit de substances plastiques, d'où découle la nécessité de la fécondation ; et, enfin, par la forme ultérieure que revêt, dans un milieu favorable, le plastide complet issu de la fécondation, l'œuf. C'est ainsi, en passant des formes les plus simples aux formes les plus compliquées de la reproduction et en cherchant la signification de chacune d'elles, que nous arrivons à montrer l'iden-

lité fondamentale de tous ces phénomènes, sous les modifications qu'y a introduite une différenciation croissante.

4° Reproduction sexuelle par éléments différenciés mâles et femelles.

Le phénomène essentiel de la reproduction sexuelle est la fusion de deux éléments histologiques différents, le spermatozoïde et l'ovule, l'un et l'autre plastides incomplets. Cette fusion aboutit à la constitution d'un seul plastide complet, l'œuf, désormais capable de vie élémentaire manifestée. Mais ce phénomène essentiel de la *fécondation* est précédé de phénomènes préparatoires qui rendent précisément nécessaires cette fécondation, puisqu'ils ont pour résultat, à la suite de bipartitions successives en milieu limité, de transformer en plastides incomplets des plastides primitivement complets qui représentent le surplus à éliminer quand la forme d'équilibre est atteinte. Ces phénomènes préparatoires sont la maturation des éléments sexuels et la réduction chromatique.

A. *Spermatogenèse.* — Dans les culs-de-sac testiculaires ou l'endothélium des canaux séminifères (*Ascaris megalocephala*, par exemple), on rencontre des éléments histologiques jeunes ou *cellules germinales* qui donnent naissance, par une série de transformations successives, aux spermatozoïdes. Voici, d'après Prenant [1], le schéma de ces transformations.

Tout d'abord, les cellules germinales se divisent un très grand nombre de fois, en diminuant, à mesure du volume, sous l'empire de conditions que nous connaissons déjà. Elles forment ainsi les *spermatogonies*. A ce moment, les spermatogonies cessent de se diviser et grossissent, on leur donne alors le nom de *spermatocytes;* ces spermatocytes se divisent deux fois et donnent enfin les *spermatides*. Chaque spermatocyte forme

1. *Idées nouvelles sur l'origine et la formation des spermatozoïdes* (*Revue générale des sciences*, 1891, p. 625 et sq.). — Cf. aussi : *Traité d'embryologie*, t. Ier.

quatre spermatides, lesquels aboutissent chacun à un seul spermatozoïde, par une simple modification, sans division, des diverses parties de la cellule.

Les spermatozoïdes diffèrent de forme avec les espèces. Ils sont essentiellement constitués par une tête ovoïde, dont la pointe antérieure présente un petit globule clair que Plättner assimile au centrosome; un segment intermédiaire, qui est, pour Flemming et les frères Hertwig, le vrai centrosome ; enfin, un flagellum plus ou moins long, la queue, parfois muni d'une membrane ondulante en forme de nageoire, et formé par un filament axile qui traverse le segment intermédiaire et va s'attacher à la base de la tête ; ce filament axile, strié en long, est entouré, sauf à son extrémité qui est nue, d'une gaine protoplasmique. Dans ce spermatozoïde, la tête représente le noyau avec ses chromosomes, la gaine le cytoplasma; mais l'origine cytoplasmique ou nucléaire du segment intermédiaire et du filament axile est encore discutée. Pour Strasburger, d'ailleurs, le cytoplasma du spermatozoïde est uniquement du *kinoplasma*, c'est-à-dire cette partie active qui constitue la sphère attractive, les asters et le fuseau. Rappelons enfin que le spermatozoïde progresse, la tête en avant, par suite des ondulations du flagellum.

Chez les plantes, la maturation des éléments sexuels mâles présente des phénomènes tout à fait analogues. Chez les cryptogames, l'anthéridie donne les cellules mères des anthérozoïdes. Ces cellules sont comparables aux spermatocytes, comme les anthérozoïdes, munis de cils vibratiles, aux spermatozoïdes. Il en est de même chez les phanérogames, dans l'anthère, où les cellules mères des grains de pollen sont encore comparables aux spermatocytes, car elles donnent quatre grains de pollen par deux bipartitions successives. Guignard [1] a vu que, dans la première de ces deux bipartitions, le nombre des chromosomes diminue de moitié. Le grain de pollen est constitué intérieurement par du cytoplasma et un noyau, mais

1. *Nouvelles Études sur la fécondation* (*Annales des sciences naturelles*, *Botanique*, 1891, p. 163 et suiv.).

Guignard y a constaté, pendant l'émission du boyau pollinique, des phénomènes qui ne semblent pas exister chez les animaux. Le gamète mâle se divise sous sa membrane en deux cellules, une végétative et l'autre génératrice, dont les cytoplasmas ont des réactions histochimiques différentes. La première se résorbe et disparaît avant la fécondation. La seconde se divise encore en deux autres tout à fait semblables. Mais une seule, la plus voisine du fond du boyau, pénètre dans la cellule ovulaire et sert à la fécondation. Dans ces deux divisions, le nombre des chromosomes ne varie pas.

β. *Ovogenèse.* — Les phénomènes de l'ovogenèse sont comparables à ceux de la spermatogenèse. Les cellules germinales des culs-de-sac ovariens, ou de l'ovisac, se divisent un grand nombre de fois en diminuant de volume et deviennent les *ovogonies.* Puis la bipartition s'arrête et les ovogonies se mettent à grossir plus encore que les spermatogonies à cette période. Nous savons quelle est la signification de ce phénomène. Ce qui, d'ailleurs, précise ici cette signification, c'est que l'ovogonie se charge de réserves nutritives. En cet état, l'on a les *ovocytes*, non mûrs, ni aptes à la fécondation, et qui correspondent aux spermatocytes, bien que l'ovule ne subisse pas l'évolution qui transforme le spermatide en spermatozoïdes.

La transformation de l'ovocyte en ovule est un peu différente de celle du spermatocyte en spermatozoïde. Dans ce dernier cas, en effet, deux bipartitions successives donnent quatre cellules égales qui forment chacune un spermatozoïde. L'ovocyte se bipartit bien aussi deux fois, au moins chez les mollusques, et donne, lui aussi, quatre cellules ; mais de ces quatre cellules, une seule mûrit et devient apte à la fécondation : c'est l'ovule ; les autres sont abortives et disparaissent : ce sont les *globules polaires.* Il en résulte que les spermatozoïdes sont en nombre quadruple de celui des ovules (toutes choses égales d'ailleurs), et cela précise davantage les caractères différenciels des deux éléments sexuels, caractères qui résident non-seulement dans la mobilité de l'un et l'immobilité de l'autre, mais aussi, et probablement surtout, dans la quantité et la

nature inégale du cytoplasma présent, inégalité qui paraît entraîner la mobilité ou l'immobilité. En revanche, l'un et l'autre présentent un noyau d'une constitution sans doute identique au point de vue morphologique, mais complémentaire au point de vue des matières plastiques.

Les globules polaires sont au nombre de trois chez les mollusques, le premier globule se divisant en deux; mais, chez la plupart des autres animaux, ils ne sont qu'au nombre de deux, car le premier globule ne se divise pas et persiste momentanément à côté du second. Ces globules semblent quelquefois réduits au noyau, mais, le plus souvent, ils présentent une mince couche de cytoplasma, ce qui montre clairement qu'il s'agit bien ici, comme l'a démontré Giard[1], d'une véritable division cellulaire, dont les produits sont seulement inégaux. Quand la pénétration du spermatozoïde a lieu avant l'émission du second globule, la conjugaison du pronucléus mâle et du pronucléus femelle, c'est-à-dire la vraie fécondation, n'a jamais lieu qu'après cette émission. Enfin certains groupes d'animaux parmi les spongiaires, les arthropodes, les tuniciers semblent dépourvus de globules polaires, mais il faut reconnaître cependant que le nombre des espèces, dépourvues de ces globules, tend, sous une observation plus soigneuse, à diminuer de jour en jour.

Quelle est la signification des globules polaires? C'est là une question très controversée dont il nous faut dire quelques mots.

Minot, Balfour et Van Beneden, estimant que l'œuf non fécondé est hermaphrodite comme l'œuf fécondé, croyaient que les globules polaires représentent la partie mâle qui doit être éliminée de l'œuf non fécondé pour que cet œuf devienne fécondable. Ryder ne voit, dans l'émission de ces globules, qu'une tentative avortée de reproduction asexuée. Pour O. Hertwig, cette émission n'a d'autre but que de donner à l'ovule son

1. *Signification morphologique des globules polaires* (*Revue scientifique*, 1877).

caractère dominant, qui est la richesse en cytoplasma ; pour Weismann, elle vise surtout à obtenir la réduction chromatique ; pour Giard enfin, elle a simplement un sens atavique.

Il va de soi que nous ne pouvons ici discuter ces diverses opinions que nous nous contentons d'énumérer, car la signification des globules polaires est dominée par deux faits sur lesquels les auteurs ne semblent pas avoir suffisamment porté leur attention : l'inégalité de ces globules par rapport à l'ovule, et leur dégénérescence constante.

L'inégalité qui porte exclusivement sur le cytoplasma (lequel manque parfois aux globules polaires), tient à ce que les matières lécithiques, abondantes dans l'ovule, ne prennent pas part à la division, et à ce que le plan de cette division est parallèle et non perpendiculaire aux surfaces libres de l'ovule plongeant dans des milieux différents. Cette division *hétérogène* est à son tour l'une des causes de la dégénérescence des globules, car elle entraîne l'absence chez ces derniers de certaines substances plastiques qui existent dans l'ovule (cf. plus loin *Théorie des plastides incomplets*). Les autres causes de la dégénérescence sont la réduction chromatique, comme nous le verrons plus loin, et aussi la faible quantité de cytoplasma et le défaut de réserves qui font que le globule dégénère et se résorbe beaucoup plus rapidement que l'ovule non fécondé. Par conséquent, les globules sont morphologiquement analogues à l'ovule, et, en dehors des conditions spéciales de milieu qui déterminent l'inégalité de leur masse et, par suite, la rapidité plus ou moins grande de leur dégénérescence, tous ensemble sont équivalents aux spermatides ou spermatozoïdes, issus du spermatocyte. Le fait que le premier globule polaire reste indivis chez beaucoup d'animaux provient de ce que la condition n° 2 est trop avancée pour permettre cette forme d'activité des matières plastiques. Le phénomène des globules polaires résulte donc en définitive d'une simple division cytoplasmique inégale, dans laquelle n'intervient vraisemblablement aucune des causes que les auteurs invoquent.

Entre la maturation de l'ovule des végétaux et celle des ani-

maux, il y a quelques différences qu'il importe de signaler. Le sac embryonnaire ne présente d'abord qu'un noyau ; mais bientôt ce noyau se divise en deux, qui se portent, l'un vers la partie supérieure du sac : c'est le noyau supérieur A ; l'autre vers la partie inférieure, ou fond du sac : c'est le noyau inférieur B. Chacun de ces nouveaux noyaux donne, par deux bipartitions successives, quatre nouveaux noyaux : il y a donc à ce moment huit noyaux dans le sac embryonnaire. Les noyaux qui résultent de la première bipartition de A, donnent les noyaux des deux *synergides*, d'une part, de l'*oosphère* et du *noyau polaire supérieur*, d'autre part ; de même les noyaux qui résultent de B donnent respectivement les noyaux des trois *antipodes* et du *noyau polaire inférieur*. Ces différents noyaux se transforment en cellules, en s'appropriant une partie du cytoplasma du sac embryonnaire, et se cloisonnent. Mais tandis que l'une des cellules supérieures grossit et devient l'ovule mûr et fécondable, deux noyaux, provenant de A et de B, marchent l'un vers l'autre, se fusionnent et donnent naissance au noyau secondaire du sac, qui se divise ultérieurement pour former l'*albumen*. Les deux cellules qui restent au pôle supérieur du sac sont les synergides, et les trois cellules qui demeurent à la partie inférieure sont les antipodes, lesquelles sont destinées à disparaître comme les synergides.

On voit, d'après ce que nous venons de dire, que les noyaux A et B sont rigoureusement comparables aux ovocytes en ce sens qu'ils donnent quatre nouveaux noyaux ou cellules par deux bipartitions successives. Les synergides d'une part, les antipodes de l'autre seraient alors assimilables aux globules polaires. Mais il faut remarquer que ces deux noyaux ne donnent qu'un seul ovule fécondable, l'oosphère, tandis qu'ils devraient, pour se comporter comme les ovocytes, en donner deux. Le noyau secondaire du sac ne saurait être d'ailleurs comparé à un ovule, car il ne produit pas l'embryon et résulte de la conjugaison de deux noyaux polaires, phénomène dont on ne retrouve pas l'analogue dans la maturation de l'œuf animal. Pour ces raisons, c'est le sac embryonnaire lui-même

que l'on assimile à l'ovocyte, lequel ne donne en effet qu'un seul ovule fécondable.

Chez les gymnospermes, l'évolution du sac embryonnaire est plus longue et un peu différente. Le noyau primitif subit plusieurs bipartitions consécutives, mais, au lieu de s'arrêter à la troisième, il se divise encore et donne naissance à un grand nombre de noyaux, qui, s'entourant de protoplasma et se cloisonnant, constituent l'endosperme. De ces cellules, quelques-unes, à la partie sous-micropylaire, s'allongent et se partagent en deux parties, dont l'inférieure produit l'oosphère et la *cellule auxiliaire*, et la supérieure, la *rosette*. La cellule auxiliaire s'introduit entre les cellules de la rosette, puis se résorbe, rendant ainsi l'oosphère accessible. Tous ces phénomènes, quelle que soit la complication qu'ils présentent par suite de la différenciation des organismes, peuvent évidemment recevoir une interprétation analogue à celle que nous avons donnée des globules polaires.

C. *Réduction chromatique.* — Toutes les cellules de l'organisme contiennent le même nombre de chromosomes que l'œuf fécondé, et ce nombre constitue un caractère spécifique aussi fixe que tout autre. Or, le nombre des chromosomes de l'œu fécondé étant la somme du nombre des chromosomes de l'ovule et du spermatozoïde mûrs, il s'ensuit que les éléments sexuels mûrs doivent contenir chacun la moitié seulement du nombre des chromosomes normaux dans l'espèce considérée. Au cours de la maturation, ces éléments sexuels perdent donc une partie de leurs chromosomes. C'est ce que Weismann appelle la *division réductrice*.

On a cru d'abord que cette réduction s'opère au moment de la bipartition qui donne les spermatides ou le second globule polaire, la division nucléaire étant si rapide que la division longitudinale des chromosomes n'a pas le temps de se faire, de telle sorte que chaque cellule reçoit seulement la moitié des chromosomes qui lui reviennent normalement. Mais il paraît n'en être pas ainsi. Dans l'*Ascaris megalocephala*, dont les cellules n'ont que 4 chromosomes, Boveri a constaté que, dans

les *cytes*, il n'y a plus que 2 chromosomes. Mais ces chromosomes ne sont pas simples ; ils sont formés chacun de 4 bâtonnets réunis par un filament de linine, de telle sorte qu'il y a en tout 8 bâtonnets, ce qui a fait croire à O. Hertwig que, antérieurement à la réduction, les 4 chromosomes doublaient de nouveau. En réalité, le nombre de chromosomes reste normal et égal à 4, mais chaque chromosome s'est divisé en deux, tout en restant uni à un autre pour constituer ce que Boveri appelle *Vierergruppe* (*groupe quaterne*). C'est au cours de la multiplication des *gonies* que cette modification se produit, car, à partir du *cyte*, il n'y a plus de division longitudinale, et chacun des noyaux nouveaux hérite de la moitié des chromosomes du noyau ancestral, de telle sorte que l'ovule, les globules polaires et les spermatides en ont chacun deux, comme le montre le schéma ci-dessus (fig. 15) que nous empruntons à Delage.

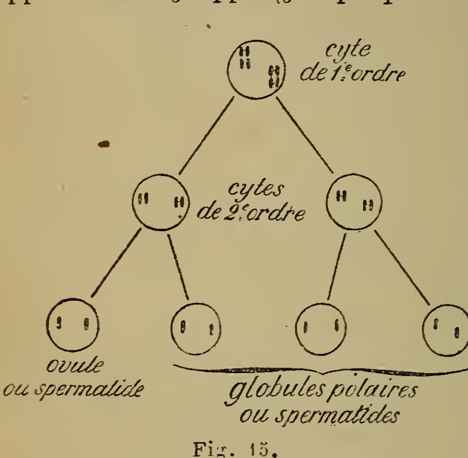


Fig. 15.

La réduction chromatique fait que le nombre des chromosomes reste fixe au lieu de doubler à chaque génération. Si cette réduction n'avait pas lieu, l'œuf fécondé contenant tous les chromosomes de l'ovule mûr et du spermatozoïde, le nombre croissant de ces chromosomes finirait par représenter une masse incompatible avec les dimensions limitées du noyau de l'œuf et de l'œuf lui-même.

La réduction chromatique a d'autres conséquences plus importantes encore. Elle est, en effet, accompagnée du passage à la condition n° 2, comme le prouve la dégénérescence plus ou moins rapide de tous les éléments histologiques (ovules, globules polaires, spermatozoïdes), où elle se produit, si une

conjugaison n'intervient pas. Il faut en conclure qu'une des substances plastiques nécessaires à la vie élémentaire manifestée du plastide est éliminée par la division réductrice et restituée par la fécondation. O. Hertwig et Hæcker ont cherché à expliquer le mécanisme de cette élimination. Pour eux, aucun chromosome ne disparaît pendant les phases préliminaires, et la réduction apparente de 4 à 2 provient de ce que le spirème s'est coupé en deux segments au lieu de quatre. Chacun de ces segments se recoupe une fois en long, une fois en large (groupe quaterne), de telle sorte que si l'on suppose ces segments formés de quatre substances plastiques, *a*, *b*, *c*, *d*, la seconde réduction, qui correspond à la seconde bipartition du *cyte* ou à l'émission du second globule polaire, éliminera nécessairement *a* ou *b* dans le premier groupe quaterne, *c* ou *d* dans le second. Cette seconde réduction seule élimine donc une des substances plastiques nécessaires. C'est pourquoi, dans la parthénogenèse, où, le plus souvent, sinon toujours, il n'y a pas émission de second globule polaire, l'œuf reste à la condition n° 1 et se développe ultérieurement, ce qui n'empêche pas la dégénérescence du premier globule, par suite des conditions dans lesquelles il se trouve.

Ajoutons, à ce propos, une remarque qui semble avoir échappé aux observateurs. Si la réduction porte sur les mêmes substances plastiques, à la seconde bipartition, tous les spermatozoïdes ne doivent pas être aptes à féconder le même ovule mûr, puisque le spermatozoïde doit lui fournir, par la fécondation, précisément la ou les matières plastiques qui manquent à l'ovule, comme l'ovule doit apporter celles qui lui manquent à lui-même. Il paraît bien en être ainsi, en effet, et la *course* qui s'établit en quelque sorte, dans la fécondation artificielle des œufs d'échinodermes, entre les spermatozoïdes se dirigeant vers l'ovule mûr, ne traduit sans doute que des influences chimiotactiques différentes, qui ont elles-mêmes leur source dans la présence ou le défaut de telle ou telle des matières plastiques qui manquent à l'ovule.

Mais si nous connaissons les conséquences de la réduction

chromatique, nous n'en entrevoyons pas les causes. Peut-être faut-il faire intervenir de simples conditions mécaniques d'équilibre dans un milieu limité. Peut-être la condition n° 2, conséquence de bipartitions multiples, comme chez les infusoires sénescents, précède-t-elle cette réduction au lieu de la suivre? Nous n'en savons rien, et l'observation ne semble guère favorable à cette dernière manière de voir. Il faut attendre, pour se risquer à une interprétation admissible, des observations plus complètes et plus nombreuses.

Disons enfin pour terminer que, chez les plantes, la réduction chromatique est plus simple que chez les animaux. Guignard a montré que, au moment où le noyau du sac embryonnaire commence à se diviser, il forme, par la section transversale de son filament chromatique, un nombre de chromosomes exactement réduit de moitié. La réduction se fait donc à ce moment d'un coup et par un procédé plus simple que chez les animaux. Il en est de même dans la cellule mère des grains de pollen où la réduction se produit lors de la première bipartition du spermatocyte.

D. *Fécondation.* — Après ce qui a été dit précédemment, il est assez facile de comprendre la signification de la fécondation. Chez les animaux, l'ovule mûr et le spermatozoïde sont des plastides incomplets se complétant réciproquement. De même que des mérozoïtes dépourvus de noyau, ils manifestent l'un pour l'autre une chimiotaxie positive. Ils sont donc attirés, mais d'une manière différente, en raison de leur masse. Le spermatozoïde, petit, mobile, poussé par les ondulations de son flagellum, se précipite vers l'ovule, qui traduit son attraction réciproque par une déformation amiboïde, le *cône d'attraction*, dirigé du côté du spermatozoïde. Ce cône, qui s'allonge jusqu'au moment où le spermatozoïde vient se joindre à lui, rentre alors dans le vitellus en entraînant le spermatozoïde dont la queue se détache et ne paraît jouer aucun rôle dans les phénomènes ultérieurs. Cette conjugaison, complétant les substances plastiques de l'ovule, met du même coup un terme, au moins au point de vue de l'influence exté-

rieure, aux phénomènes de chimiotaxie positive qui déterminent la marche réciproque des éléments générateurs. C'est pourquoi l'œuf fécondé n'attire pas les spermatozoïdes de son espèce, pas plus que l'œuf fécondable, mais non fécondé, n'attirait les spermatozoïdes, dans lesquels manquaient les substances plastiques dont il avait besoin pour entrer à la condition n° 1.

Dès que la tête du spermatozoïde est entrée dans l'œuf, elle se dissocie en ses deux éléments essentiels, le centrosome ou *spermocentre* en avant, et le corps chromatique ou les chromosomes en arrière, ces derniers constituant le *pronucléus mâle*, qui se dirige vers le *pronucléus femelle,* dont le centrosome ou *ovocentre* — quand il existe — est placé par derrière. Les deux pronucléus, sous une influence chimiotactique positive, vont à la rencontre l'un de l'autre, mais la conjugaison se fait néanmoins non loin du centre, car le pronucléus femelle, plus volumineux d'abord que le pronucléus mâle, parcourt moins de chemin. Quand les deux corps chromatiques ou pronucléus se sont rencontrés, ils se fusionnent et donnent ainsi naissance au *noyau de segmentation*, qui, recevant les chromosomes en nombre égal de l'œuf et du spermatozoïde, se trouve avoir le nombre normal de chromosomes et par conséquent toutes les matières plastiques nécessaires à la vie élémentaire manifestée.

En même temps, et quand il y a un spermocentre et un ovocentre, les deux centrosomes se placent aux pôles opposés du noyau de segmentation; ils sont accompagnés, comme dans la mitose, d'un aster dont ils occupent le centre (fig. 16 A). Chacun d'eux se divise alors, et les deux moitiés, glissant autour du noyau, se placent à droite et à gauche, à 90 degrés de leur position initiale (fig. 16 B). Chaque moitié rencontre nécessairement là une moitié de l'autre centrosome (fig. 16 C). Les demi-spermocentres et les demi-ovocentres se fusionnent (fig. 16 D) et constituent les deux nouveaux centrosomes de l'œuf fécondé, en position pour effectuer la première division nucléaire qui va se faire presque aussitôt. H. Foll a appelé cet ensemble de mouvements le *quadrille des centres.*

Mais ce phénomène n'est pas général, car l'ovocentre n'existe

pas chez un certain nombre d'animaux (*Ascaris megalocephala*, par exemple). Dans ce cas, le spermocentre se divise seul en deux centrosomes qui se placent aux pôles du noyau de segmentation et suffisent aux divisions ultérieures. Boveri estime que c'est la substance manquante du centrosome qui rend incomplètes les matières plastiques de l'ovule, car il a réussi à obtenir chez l'oursin une fécondation dans laquelle le spermo-

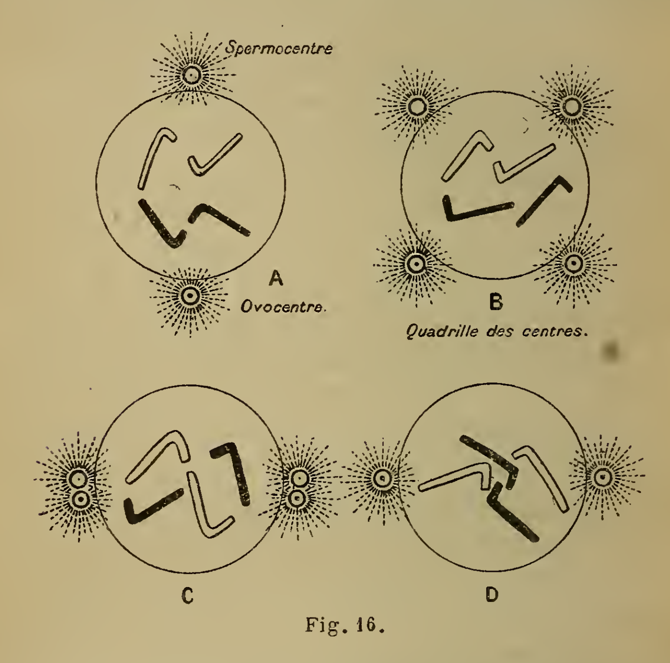


Fig. 16.

centre entre seul dans la profondeur de l'œuf, le pronucléus mâle restant inerte près de la surface.

En résumé, la fécondation est la conséquence de ce fait dominant que deux plastides, devenus incomplets par suite de l'élimination d'une ou de plusieurs des matières plastiques nécessaires à la condition n° 1, élimination qui détermine, comme dans les mérozoïtes, une chimiotaxie positive pour les substances complémentaires, s'attirent, se joignent et se fusionnent. Mais nous ne savons pas sur quelles matières plastiques en particulier porte le déficit; peut-être est-ce à la fois, et sur les matières chromatiques, comme tend à le prouver la divi-

sion réductrice, et sur les matières des centrosomes, comme l'indiquent les observations de Boveri et de Field, et sur le kinoplasma, comme l'admet Strasburger et comme le laisse croire la dégénérescence des premiers globules polaires. Dans tous les cas, et à quelque cause que soit dû le déficit, la fécondation pare à ce déficit. La signification de ces phénomènes reste donc la même, et la fécondation se réduit essentiellement à l'union, sous des influences chimiotactiques positives de deux plastides incomplets, mais complémentaires, en un plastide nouveau et complet, capable par conséquent de vie élémentaire manifestée : l'œuf fécondé.

Les phénomènes de la fécondation, chez les végétaux et surtout chez les phanérogames, sont très voisins de ceux qu'on observe chez les échinodermes. Ils ont été bien étudiés, spécialement chez le *Lilium martagon*, par Guignard, qui en a donné une description, dont nous résumons les points essentiels. Dans le grain de pollen non mûr, le noyau se divise, sous la membrane, en deux autres, l'un générateur, l'autre végétatif, qui finit par disparaître avant la fécondation, après avoir sans doute servi à l'allongement du boyau pollinique. Ce boyau pollinique, formé par une hernie de la fine membrane interne à travers une rupture de l'externe, parcourt toute la longueur du style, arrive à l'ovule et au sac embryonnaire, passe entre les synergides et enfin s'accole à la cellule ovulaire (fig. 17). Pendant ce temps, le noyau générateur se divise en deux autres et c'est celui que le hasard place le plus près du bout du boyau pollinique qui sert à la fécondation. Il entre dans l'œuf, précédé d'une paire de sphères attractives munies chacune de son centrosome et d'une petite quantité de cytoplasma, que Guignard croit provenir du cytoplasma pollinique. Le noyau femelle a aussi ses deux sphères attractives, munies de leur centrosome, et tout se passe ici comme dans le *quadrille des centres* de H. Fol. Le fait que les sphères sont doubles dès le début est général chez les plantes. Les deux pronucléus se rapprochent et restent assez longtemps côte à côte avant de se confondre. Mais, pendant tout ce temps, ils sont à l'état

de repos et leur chromatine est au stade du filament continu. Ce n'est qu'au moment de la première division de l'ontogenèse que ce filament se débite en chromosomes qui sont, dans chacun des deux premiers blastomères, en nombre moitié moindre et, par conséquent, en même nombre au total que dans les cellules sexuelles avant la division réductrice[1].

Durant ces phénomènes, le micropyle s'oblitère, le boyau pol-

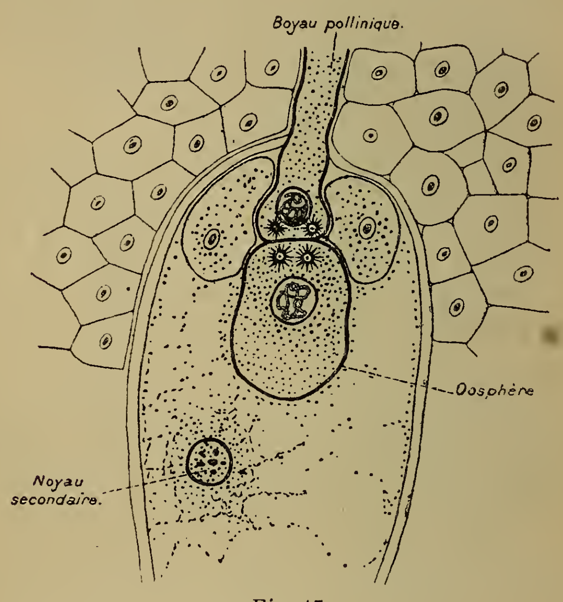


Fig. 17.

linique, les synergides et les antipodes se résorbent, et l'œuf fécondé se divise en deux cellules, dont la plus rapprochée du micropyle donne le *suspenseur* et l'autre l'*embryon*. En même temps, le noyau secondaire se met à se segmenter avec rapidité ; il donne ainsi naissance à l'*albumen*, où s'accumuleront les réserves qui serviront à la nutrition du véritable embryon.

On voit, d'après ce qui précède, que les phénomènes de la fécondation chez les végétaux sont tout à fait comparables à ceux des animaux. Leur signification est aussi la même ; nous

1. Delage, *op. cit.*, p. 138, note.

n'avons donc pas à revenir sur ce qui a été dit précédemment.

Il resterait à parler des faits de polyspermie, de fécondation partielle ou retardante et de pseudogamie. Mais ces faits, quelque intéressants qu'ils soient pour la biologie générale et pour l'interprétation de certains phénomènes physiologiques, ne sont encore ni assez nombreux, ni assez étudiés, ni assez certains (surtout en ce qui regarde la pseudogamie), pour que nous puissions les exposer et les discuter, au point de vue de leur signification, dans un livre comme celui-ci. Nous nous contentons donc d'y faire allusion, en remarquant que les faits de fécondation anormale, mieux connus, nous fourniront certainement des indications précieuses pour l'explication des phénomènes les plus obscurs de la fécondation normale.

5° Parthénogenèse.

Il y a parthénogenèse quand un œuf non fécondé, même pondu par des femelles vierges, se développe normalement en donnant naissance à l'individu complet. Geddes et Thompson en distinguent plusieurs sortes : la parthénogenèse *exclusive*, dans laquelle la race se perpétue sans mâles, par femelles exclusivement parthénogénétiques, comme chez quelques rotifères et ostracodes et une algue, la *Chara nitida ;* la parthénogenèse *facultative*, qui se produit à la volonté de la mère pondeuse, non vierge ; c'est ce qui se passe, par exemple, chez les abeilles. La reine, en effet, n'est fécondée qu'une fois dans le vol nuptial et reçoit alors, dans sa poche copulatrice, une provision de sperme qui lui sert pendant les quatre ou cinq ans de son règne. A volonté, au moment du passage des œufs, elle ouvre sa poche copulatrice et en expulse une petite goutte de sperme et produit des œufs fécondés, qui donnent ultérieurement, suivant la nourriture des larves, des neutres ou une reine, ou la maintient fermée et produit alors des œufs non fécondés qui donnent exclusivement des mâles[1] ; la parthénogenèse *alter-*

1. Delage, *op. cit.*, p. 149, note.

native ou *saisonnière*, qui semble se produire sous l'influence des conditions ambiantes et saisonnières. Chez les pucerons et aussi chez les daphnies et autres crustacés voisins, les générations exclusivement parthénogénétiques coïncident avec une nourriture abondante et une température élevée ; mais, quand les conditions deviennent défavorables (froid, aliments rares, desséchement des mares pour les daphnies, etc.), ces mêmes femelles vierges pondent des œufs d'où sortent des mâles qui les fécondent. Les œufs parthénogénétiques diffèrent, d'ailleurs, des œufs fécondés en ce que les premiers sont nombreux, petits, pauvres en matières lécithiques, et ont un développement immédiat (œufs d'été), tandis que les derniers sont peu nombreux, gros, riches en protolécithes, et n'ont qu'un développement tardif (œufs d'hiver). Le cycle des générations parthénogénétiques et amphimixiques suit le cours des saisons et alterne assez régulièrement. Chez le phylloxera, il y a sept à huit générations parthénogénétiques pour une génération amphimixique. Enfin, la parthénogenèse *accidentelle* apparaît soit à la suite de dispositions expérimentales (vers à soie, grenouilles), soit spontanément chez des êtres (vers à soie, étoiles de mer) où la parthénogenèse n'existe pas. Cette parthénogenèse peut être *complète*, comme chez le ver à soie, où l'embryon parthénogénétique produit des chenilles normales ; ou *incomplète*, comme chez la grenouille, les oiseaux, où l'embryon parthénogénétique s'arrête de bonne heure dans son développement [1].

Quelle est la signification de la parthénogenèse ? Weismann crut l'avoir trouvée quand il découvrit que les œufs parthénogénétiques ont un seul globule polaire au lieu de deux et n'ont pas, par conséquent, de réduction chromatique, ce qui veut dire, nous le savons, qu'ils restent plastides complets. Brauer sembla confirmer cette manière de voir quand il montra que, chez un petit crustacé, l'*Artemia salina*, qui se reproduit sans fécondation, le deuxième globule polaire se forme, se détache presque du cytoplasma, puis, au lieu d'achever de s'en séparer, entre

1. Delage, *op. cit.*, p. 149, note.

dans l'œuf, et son demi-noyau se refusionne avec le pronucléus femelle, dont il s'était séparé un instant, reconstituant ainsi la condition de l'œuf à un seul globule polaire [1].

Mais O. Hertwig avait déjà fait remarquer que la détermination de l'œuf, chez les animaux qui produisent à la fois des œufs parthénogénétiques et des œufs ordinaires (daphnies), est de beaucoup antérieure à l'émission des globules polaires, les premiers restant petits et pauvres en matières lécithiques, les seconds devenant gros et riches en réserves nutritives. D'ailleurs, Plätner, Blochmann, Henking, ont montré que, dans certains œufs parthénogénétiques, le second globule polaire se forme, se sépare complètement et que, cependant, les œufs ne s'en développent pas moins sans aucune fécondation. Enfin, tout ce qu'on a pu établir, c'est que, d'après les observations de Giard et de Boveri, les œufs à parthénogenèse *prédestinée* n'ont qu'un globule polaire, tandis que ceux à parthénogénèse *facultative* en ont deux [2].

L'interprétation de ce dernier fait est des plus incertaines, car on doit admettre que l'émission du second globule polaire entraîne l'élimination de substances plastiques nécessaires à la condition n° 1 et par conséquent la nécessité de la fécondation. Comment, dès lors, des ovules ayant subi la réduction chromatique complète, peuvent-ils rester en état de vie élémentaire manifestée et reproduire le cycle évolutif auquel ils ont été empruntés? La seule solution acceptable serait de supposer que la réduction chromatique ne conduit pas toujours nécessairement le plastide à la condition n° 2, et que dans ce cas, le recoupement du segment chromatique se faisant dans le même sens, le groupe quaterne n'élimine ni *a* ni *b*, mais conserve la moitié de *a* et de *b* (ci-dessus, p. 390). Ce n'est là d'ailleurs qu'une vue hypothétique; il importe pourtant de remarquer que la parthénogenèse facultative n'est pas moins exceptionnelle que cette persistance de la condition n° 1, après

1. Delage, *op. cit.*, p. 150.
2. Delage, *op. cit.*, p. 151 et note.

réduction chromatique complète, que nous invoquons ici. L'observation de O. Hertwig, rapportée plus haut, à propos de la prédétermination des œufs, longtemps avant l'émission de globules polaires, vient indirectement à l'appui de cette interprétation, car si, dans le même milieu limité, certains ovules restent petits alors que d'autres grossissent et s'enrichissent en réserves nutritives, c'est manifestement que les uns et les autres n'ont pas une constitution identique. Nous ignorons en quoi cette constitution diffère, mais nous pouvons y voir l'origine de ce fait que les uns deviennent plastides incomplets par réduction chromatique, les autres non.

6° Signification des éléments reproducteurs différenciés.

Avant de terminer ce chapitre, il importe de fixer certains points qui ont été volontairement laissés dans l'ombre, mais sur lesquels il est nécessaire de revenir, parce qu'ils montrent que les phénomènes de la génération, sous leurs formes plus ou moins compliquées et diverses, ont tous cependant la même signification essentielle.

Chez les monoplastides, la division est la conséquence de l'assimilation fonctionnelle qui tend à faire dépasser au plastide la forme d'équilibre qui répond au milieu dans lequel il évolue normalement. Il doit en être de même, non seulement chez les polyplastides inférieurs, mais aussi chez les métazoaires les plus différenciés. Seulement la nécessité mécanique qui aboutit à la génération et correspond à ce qu'on appelle l'état adulte, est masquée chez ces derniers par l'activité (condition n° 1) discontinue des plastides incomplets et par l'étroite synergie des éléments anatomiques. Il en résulte ces phénomènes préliminaires de maturation et de réduction chromatique qui rendent la fécondation nécessaire, et, chez les organismes où la différenciation a amené la séparation des sexes, c'est-à-dire des dispositions telles que tous les éléments générateurs de certains individus manqueront, par réduction ou autrement, de certaines substances plastiques qui se trou-

veront dans les éléments générateurs des autres individus et réciproquement, un ensemble de caractères synergétiques, que l'on désigne sous le nom de *mâles* quand l'individu ne produit que des spermatozoïdes, et de *femelles*, quand il ne produit que des ovules. Nous savons d'où dérivent les caractères différenciels propres de l'ovule et du spermatozoïde ; nous savons pourquoi ils s'attirent et se conjuguent; nous savons que, hormis les cas exceptionnels et assez obscurs de *pœdogenèse* et de *pœdoparthénogenèse*, ils apparaissent au moment où l'individu a atteint ses dimensions d'équilibre et où il est obligé, sa forme ne pouvant plus croître, d'éliminer, de rejeter en dehors de son *individualité synergétique*, le surplus qui résulte d'une assimilation fonctionnelle prédominante. Si donc les éléments générateurs représentent ce surplus (si par conséquent la fonction génératrice, quelles que soient ses formes, traduit bien toujours la tendance de l'organisme à conserver ses dimensions d'équilibre), ils doivent être indépendants de l'organisme dont ils sont issus et se comporter à son égard comme de véritables parasites.

C'est ce que l'on constate en effet. Le Dantec, qui a fourni cette interprétation du rôle des cellules génératrices, dit[1] à ce propos : « Qu'il soit complet (parthénogenèse, cellule mère de l'ovule ou des spermatozoïdes) ou incomplet (ovule, spermatozoïde), l'élément reproducteur, dépourvu de connexions nerveuses, est en dehors de l'individualité définie par la continuité du système nerveux. Il se comporte donc dans l'organisme absolument comme un parasite, dont il ne diffère que par sa communauté d'origine avec les autres éléments anatomiques. En conséquence, avant que ces éléments générateurs deviennent incomplets, ils ont dans l'organisme une vie élémentaire manifestée non discontinue, dès que leur condition n° 1 se trouve réalisée dans le milieu où ils baignent... Les organes génitaux sont de véritables parasites. Le milieu intérieur de l'organisme est limité ; si des parasites d'origine

1. *Op. cit.*, p. 301-302.

externe s'y introduisent, ils se trouvent en concurrence vitale avec les parasites *organes génitaux*, qui quelquefois succombent, comme cela se voit dans la *castration parasitaire*. On conçoit facilement qu'un parasite d'origine externe joue un rôle comparable à celui des organes génitaux dans la détermination de l'état adulte et que la nature de cet état varie avec la nature du parasite, telles les fausses femelles déterminées chez les crabes par les sacculines. L'ablation du parasite permet à l'évolution de continuer... »

Cette interprétation, par le rôle qu'elle fait jouer aux organes génitaux et aux éléments reproducteurs, explique l'établissement de tous les caractères sexuels secondaires et les phénomènes qui accompagnent l'abolition des fonctions génératrices, la castration et la ménopause. Mais elle laisse supposer que, chez les êtres unisexués surtout, l'apparition des éléments générateurs détermine l'état adulte et non l'état adulte celle des éléments générateurs. Que deviendrait dès lors la signification de ces éléments au point de vue du maintien de la dimension d'équilibre ? Mais l'objection n'est qu'apparente. La précocité des organes génitaux, avec leurs caractères de parasites, n'est qu'un exemple d'une adaptation fixée par l'hérédité, dont les observations de Haacke sur les générations alternantes des polypes et des méduses et certains faits de pœdogenèse nous dévoilent, en partie, le mécanisme. Par suite de l'apparition précoce des organes génitaux, l'organisme n'échappe point aux nécessités mécaniques de l'équilibre, mais la constance des conditions dans lesquelles il évolue, en abrégeant et en condensant de plus en plus son ontogenèse, fait que son état adulte qui déterminait primitivement l'apparition de ses éléments reproducteurs, est aujourd'hui précédé et facilité par eux. Ni la signification de l'état adulte, ni celle des éléments générateurs n'en sont changées pour cela, et, du haut en bas de l'échelle biologique, sous la diversité des modifications introduites par l'adaptation et par l'hérédité, nous voyons la fonction génératrice traduire une même nécessité mécanique.

CHAPITRE IX.

CATABOLISME.

On désigne sous le nom de *catabolisme* l'ensemble des phénomènes de destruction qui s'accomplissent au cours de la vie d'un individu. Ces phénomènes aboutissent à la formation de produits souvent nuisibles, le *ballast* de Lendl, qui demeurent dans l'économie (fixation) ou sont rejetés au dehors (élimination). Mais, au point de vue physiologique, il faut encore distinguer parmi ces produits, ceux qui résultent de l'utilisation des substances Q par l'assimilation fonctionnelle de ceux qui résultent de l'activité chimique des plastides à la condition n° 2 (dégénérescence). On appelle d'habitude les premiers *produits de désassimilation*, mais cette appellation est inexacte, attendu qu'ils proviennent de la destruction, non de substances vraiment assimilées, devenues vivantes, mais seulement de substances Q, dont l'assimilation fonctionnelle utilise une partie plus ou moins considérable pour la synthèse des matières plastiques, et rejette l'autre qui représente précisément les produits dont il s'agit ici, et que nous avons dénommés substances R. L'accumulation de ces substances R entraîne toute une série de phénomènes cataboliques, que l'on peut grouper sous le nom de *catabolisme fonctionnel* (qu'il ne faut pas confondre avec ce que Cl. Bernard appelait improprement l'*usure fonctionnelle*) ; ils aboutissent à la caducité, à la vieillesse et à la mort. Enfin les substances R non fixées dans l'économie par le catabolisme fonctionnel et les matériaux qui résultent de la dégénérescence et de la destruction des plastides à la condition n° 2 sont diversement modifiés avant d'être finalement éliminés.

Nous allons examiner successivement ces différents phénomènes.

1° Catabolisme fonctionnel.

Le catabolisme fonctionnel est le résultat de l'assimilation fonctionnelle, en vertu de l'équation

$$a + Q = \lambda a + R,$$

mais il n'en est le résultat nécessaire que si les substances du terme R s'accumulent. En effet, les substances R représentent, puisque les substances Q sont tous les matériaux utiles à un degré quelconque à la vie élémentaire manifestée des plastides, aliments, eau, oxygène, etc., la partie de l'édifice chimique de ces diverses substances Q qui ne peut prendre part à la synthèse des matières plastiques. Ce sont donc des substances inutiles, nuisibles dans un milieu limité, non seulement parce qu'elles prennent la place des substances Q, mais surtout parce qu'elles ne sont pas isotoniques (p. 13) avec celles du complexus protoplasmique dont il s'agit. Il faut en conséquence que les substances R soient éliminées du milieu limité (milieu intérieur), mais nous verrons plus loin que cette élimination n'est pas toujours possible, et qu'il résulte de ce fait la durée fatalement limitée des organismes complexes, ou en d'autres termes, la mort. Toutefois la nocivité des substances R est essentiellement relative, ces substances pouvant être des substances Q pour d'autres plastiques. C'est ainsi que l'alcool, substance R de la levure, est au contraire substance Q pour le *Mycoderma vini*. Nous avons déjà vu qu'il en est de même des produits de destruction des plastides à la condition n° 2 qui peuvent constituer des réserves, c'est-à-dire des substances Q, que d'autres plastides utiliseront. C'est un point du reste sur lequel nous reviendrons.

D'après ce qui précède, les substances R ne peuvent provenir que de la dislocation des substances Q. Mais ces substances Q sont très différentes. Les unes, comme les hydrates de carbone et les graisses, sont dynamophores, servent par l'énergie qu'elles rendent disponible; les autres, comme les albu-

minoïdes et certaines matières minérales, sont plastiques, participent à la constitution chimique du complexus protoplasmique vivant. Les matières R qui résultent de l'utilisation de ces deux catégories de substances Q sont donc différentes, mais elles n'en jouent pas moins le même rôle, étant toujours anisotoniques avec les matières plastiques.

A. *Substances* R *du fonctionnement animal.* — Nous nous sommes longuement étendus, dans le chapitre III, sur les transformations des divers principes alimentaires (substances Q) par dédoublements fermentatifs et par oxydation. Les substances du terme R résultant de ces transformations, nous n'avons pas à y revenir. Nous nous contenterons de rappeler les plus importantes et de signaler celles qui aboutissent à la formation de substances R fixes.

Les hydrates de carbone, de quelque nature particulière qu'ils soient au début, ne sont utilisés par les cellules animales que sous forme de glucose, et ce glucose subit une oxydation totale ; mais cette oxydation paraît se faire en deux temps : le premier donne de l'acide lactique ; le second de l'acide carbonique et de l'eau, en passant par la forme intermédiaire des acides oxalique, acétique, etc. Mais est-ce l'acide lactique du premier temps ou bien l'acide carbonique et l'eau du second qui représentent la substance R du glucose ? Il semble que ce soit l'acide lactique, au moins pour le muscle, car le muscle fatigué ou tétanisé renferme de l'acide lactique, que l'énergie de l'assimilation fonctionnelle n'a pas permis d'éliminer. Mais cela n'a toutefois rien d'absolu, car l'alcool et l'acide carbonique sont les substances R du glucose, pour la levure ; les acides acétique, oxalique, formique, etc., pour d'autres plastides, et enfin la *tunicine* pour certaines cellules du manteau des ascidies et des tuniciers. Remarquons que, si l'on admet que l'acide lactique, par exemple, est, pour le muscle, la substance R du glucose, tous les autres produits, et finalement l'acide carbonique et l'eau, résultent d'une oxydation qui s'accomplit *en dehors* des matières plastiques, soit dans le suc cellulaire, soit même dans le milieu intérieur, sous l'influence des

ferments ou de l'oxygène. Ces matières ne seraient donc pas rigoureusement des substances du terme R, mais le résultat d'actions purement chimiques. Cette distinction est importante, car elle permet de distinguer l'énergie utilisée par la synthèse assimilatrice de celle qui sert au maintien de la température normale du corps.

Les graisses ne paraissent pas, en général, être directement utilisées, comme nous l'avons vu, bien que la destruction des masses adipeuses soit, chez les animaux, proportionnelle à la consommation d'oxygène. Mais il n'y a peut-être pas entre ces deux faits de relation immédiate, puisque le muscle, qui est l'agent le plus actif de cette destruction, ne consomme que du sucre. Les corps gras, pour être utilisés, doivent donc, au préalable, se transformer en glucose. Mais en est-il toujours ainsi ? Cela est plus douteux. Les neurones semblent utiliser directement les graisses et surtout les graisses phosphorées (lécithine), et Danilewsky[1] a montré l'influence de cette lécithine sur la croissance et la multiplication des cellules. Peut-être en est-il de même pour les cellules embryonnaires, car les réserves des œufs sont riches en matières grasses. Dans ce cas, quelles sont les substances du terme R qui répondent à l'utilisation des graisses ? On n'en sait rien au juste, car la glycérine paraît donner du sucre, et les acides gras forment des savons ou sont oxydés en dehors de la matière vivante et réduits en CO^2 et H^2O, comme les graisses elles-mêmes, sous l'influence du ferment lipolytique des globules rouges.

Les matières albuminoïdes donnent des substances R beaucoup plus complexes et pour deux raisons : d'abord, ces albuminoïdes participent à la constitution des matières plastiques, et, comme ces matières plastiques paraissent différer avec les espèces, les substances R que donnent les albuminoïdes diffèrent aussi dans chaque cas ; en second lieu, les substances albuminoïdes se disloquent d'une manière différente, selon qu'elles sont utilisées directement à la synthèse des matières

1. *Comptes rendus de l'Académie des sciences,* 30 décembre 1895.

plastiques ou employées à fournir, par leur dédoublement en glycogène et en graisses neutres (p. 81), des matériaux simplement dynamophores. Dans le premier cas, les substances du terme R sont surtout représentées par des alcaloïdes (leucomaïnes), des diastases et des amines ; dans le second, par de l'urée ou de l'acide urique, quoiqu'on puisse y rencontrer aussi des amines (taurine, glycocolle, etc.). Mais A. Gautier a montré que la dislocation des albuminoïdes, qui aboutit à la production d'urée, de glycogène et de graisse ou de glycocolle et de taurine (p. 82), se fait en milieu réducteur, à l'abri de l'oxygène. Or, nous savons que les plastides à la condition n° 1, comme le muscle qui se contracte, sont aérobies, tandis que les plastides à la condition n° 2, comme le muscle au repos, sont anaérobies. Nous pouvons donc en conclure que cette dislocation des albuminoïdes est un résultat de la condition n° 2. C'est pourquoi un exercice violent et continu n'augmente pas sensiblement, après l'établissement d'un certain équilibre, l'élimination de l'urée, comme l'ont montré Fick et Wislicenus ; il n'y a augmentation d'urée que lorsque la fatigue est excessive ; elle provient, dans ce cas, de la destruction des plastides mis à la condition n° 2 par l'accumulation des substances R. C'est pourquoi encore le muscle au repos (condition n° 2) engraisse, c'est-à-dire dégénère en donnant des corps gras, des amines et de l'urée, etc. Nous n'avons donc pas, pour le moment, à nous occuper des produits de cette dislocation des albuminoïdes à la condition n° 2, sur lesquels nous aurons à revenir en parlant de la dégénérescence et de la destruction des plastides.

Parmi les substances du terme R qui proviennent de l'assimilation des albuminoïdes, il faut, comme nous l'avons dit, mentionner les alcaloïdes, les ferments solubles et aussi les amines, spécialement les leucines, la tyrosine, etc. Cela paraît au moins résulter de ce que nous constatons dans le fonctionnement (condition n° 1) de certains plastides, des éléments glandulaires, etc. Il faut, sans doute, y ajouter, d'une part, les toxines et les venins, qui se rattachent aux leucomaïnes, et,

d'autre part, certains composés aromatiques, comme l'indol, qui se rattachent aux amines. Nous ne dirons rien du mécanisme des transformations qui aboutissent à la production de ces substances, car c'est une question que nous avons examinée au chapitre III ; nous ferons seulement remarquer qu'il n'y a rien d'extraordinaire à ce que ces substances soient le résultat de l'assimilation des albuminoïdes, puisqu'elles existent, sous forme de groupements définis, dans le complexus albuminoïde (p. 10 et suiv.) et que c'est par la prédominance ou la rareté relative de tel ou tel de ces groupements que les albuminoïdes spécifiques diffèrent entre eux.

Au surplus, ces substances R des albuminoïdes, de même que celles des sucres et des graisses, subissent des transformations et des oxydations plus ou moins profondes dans le milieu intérieur, tel que nous l'avons défini (p. 285), et sont rarement rejetées sous leur forme propre dans le milieu extérieur. Certaines de ces substances sont utilisées, d'ailleurs, comme substances Q par d'autres plastides, et le terme R de cette utilisation est différent et moins complexe encore.

A côté des substances R des albuminoïdes que nous venons de mentionner, il faut ranger toutes les matières qui résultent manifestement de l'assimilation fonctionnelle et qui, néanmoins, ne font pas partie des matières plastiques, du complexus vivant; ce sont les *albumoïdes*, matières qui constituent les membranes cellulaires, les téguments, les organes de protection et de soutien; il faut y joindre la chitine, sorte de cellulose azotée. Toutes ces matières ne prennent naissance que sous l'influence de la condition nº 1 et au détriment des albuminoïdes (substances Q); toutes ont un rôle utile au début, mais comme elles sont fixes et ne s'éliminent pas, elles finissent, comme nous le verrons plus loin, par mettre obstacle à la synthèse assimilatrice et par faire passer les plastides à la condition nº 2. Toutefois, on ignore encore le mécanisme de leur production. Nous nous contenterons donc d'indiquer ici les principales de ces substances R.

La *kératine* existe dans toutes les productions cornées et épi-

dermiques; elle constitue la membrane vitelline de certains œufs et peut-être celle de beaucoup de cellules. La *neurokératine* des fibres nerveuses et de la névroglie n'en est qu'une forme, d'après Ewald. L'*élastine* est la substance fondamentale du tissu élastique, la *cartilagéine* celle des cartilages et l'*osséine* celle des os; mais ces deux dernières substances, de même que la *gélatine* et la *chondrine*, qui ne paraissent pas exister normalement dans les tissus, ne sont sans doute que des dérivés des substances R du tissu conjonctif et osseux. De ces substances, on peut rapprocher la *mucine* (au moins dans certains cas, car dans d'autres elle paraît résulter de la condition nº 2), qui se rencontre dans les mollusques et la peau des holothuries; la *spongine* dans les éponges, l'*hyaline* dans les vésicules d'échinocoques, la *spirographine* dans les tubes des spirographis, la *chitine* dans les carapaces des articulés et les tendons des insectes, etc. Ajoutons que beaucoup de ces substances R, ainsi précipitées par l'assimilation fonctionnelle, s'imprègnent ultérieurement de matières minérales, se minéralisent et s'ossifient par un mécanisme dont nous dirons plus loin ce qu'on sait aujourd'hui.

Les substances R des matières minérales plastiques nous sont à peu près complètement inconnues. Parfois, ces matières ne subissent pas en apparence de changement; elles se déposent telles quelles dans les tissus qui se minéralisent, ou sont éliminées en nature. Quand elles font partie d'un complexus organique, elles reparaissent avec les dérivés de ce complexus, mais après des transformations dont le cycle nous échappe. Ainsi le soufre des albuminoïdes s'élimine sous forme de taurine ou d'acides sulfoconjugués; le fer de l'hémoglobine et de l'hématogène reparaît dans les matières colorantes de la bile et les pigments; le phosphore des nucléines et des nucléoalbumines se retrouve dans l'acide glycérophosphorique qui aboutit, par dédoublement, au sulfate de soude. Mais ce sont là des termes extrêmes, en quelque sorte, et nous ne possédons aucun moyen positif de savoir s'il s'agit véritablement de substances R ou de produits de destruction résultant de la con-

dition n° 2 ou enfin de dédoublements et d'oxydations *extérieurs* aux plastides.

Ajoutons, pour terminer, que les substances R qui résultent de l'*autophagie*, dans l'inanisation (alimentation insuffisante) et l'inanition, ne diffèrent en rien de celles qui ont été ci-dessus mentionnées, puisqu'elles proviennent toujours d'aliments dynamophores et plastiques. Mais comme ces aliments sont empruntés aux propres tissus de l'animal inanisé et sont par conséquent identiques aux matières qu'il doit former, les substances du terme R semblent à la fois moins abondantes et plus uniformes (p. 427).

B. *Substances* R *du fonctionnement végétal.*— Les substances Q étant représentées, chez les plantes à chlorophylle, par des éléments purement minéraux, qui se synthétisent en matières plastiques, il ne semble pas que, à ce point de vue, il y ait vraiment des substances du terme R, à l'exception peut-être de quelques combinaisons minérales dont nous parlerons tout à l'heure. Il n'en est naturellement pas de même chez les plantes incolores et les saprophytes, qui ont besoin d'aliments organiques plus ou moins complexes. Aussi ces végétaux donnent-ils des substances R, mieux connues surtout chez les protophytes (levures, bactéries), et qui sont analogues à celles que fournissent les plastides animaux, diastases, amines, etc. Cependant, les discomycètes (levures) fournissent, en outre des ferments solubles, de l'alcool (*Saccharomyces cerevisiæ*), de l'acide carbonique (*Mycoderma vini*), etc. ; il en est ainsi chez certaines bactériacées, comme le *Bacillus aceti*, qui donne de l'acide acétique, le *Bacillus butyricus*, de l'acide butyrique, etc., comme les bactéries chromogènes, qui donnent des pigments colorés ; en revanche, les bactéries pathogènes forment des toxines, comme la *tiphotoxine*, la *tétanotoxine*, la toxine du *Staphilococcus aureus*, etc. Les substances R de ces bactéries sont toxiques, non seulement pour elles-mêmes, dans un milieu limité (comme le prouve ce fait que, dans l'intestin où les microorganismes abondent, les fermentations putréfactives s'arrêtent et les microbes périssent quand les produits de l'activité de ces microbes

sont à un certain degré de concentration), mais souvent pour l'hôte qui les héberge, chez lequel elles déterminent, outre des lésions spécifiques, des phénomènes d'empoisonnement.

Mais il ne faut pas croire que, même chez les plantes vertes, les substances Q se présentent toujours et uniquement sous forme de matières minérales. Il est loin d'en être ainsi. L'embryon notamment se développe aux dépens de réserves d'une composition analogue à celle des aliments des animaux. Certains tissus de la plante adulte sont dans le même cas, et il se produit, en conséquence, des substances R, comme tendent à le prouver, du reste, les phénomènes respiratoires. Mais nous ne sommes que très imparfaitement fixés sur la nature de ces substances R, que nous ne pouvons distinguer des produits de dégénérescence et d'excrétion. Peut-être faut-il ranger parmi ces substances R: les huiles essentielles, liquides volatils et odorants, qui donnent les résines par oxydation ultérieure, et les baumes par mélange avec des acides organiques ; les diastases et les alcaloïdes ; les acides organiqnes, les gommes, les cires, les mucilages, les matières des latex, et enfin les concrétions minérales diverses (raphides, cystolithes) d'oxalate, de carbonate, et même de sulfate et de phosphate (bois de Teck) de chaux. Mais beaucoup de ces matières sont vraisemblablement, comme nous l'indiquerons plus loin, au moins pour quelques-unes, des produits de destruction à la condition nº 2.

Un second groupe de substances R des végétaux est celui des substances de protection et de soutien, en tête duquel il faut mentionner la cellulose, dont la présence est caractéristique du fonctionnement végétal. Toutes les cellules végétales, en effet, à très peu d'exceptions près, s'entourent d'une membrane de cellulose, par assimilation fonctionnelle, comme le prouve la précipitation de la cellulose, dans la plaque cellulaire, à la suite de la mitose des cellules. On distingue plusieurs sortes de celluloses qui se différencient par leur résistance au *Bacillus amylobacter* et au réactif de Schweitzer. La cellulose de réserve, que l'on rencontre, par exemple, dans l'albumen du dattier, diffère de la cellulose proprement dite, en ce

que, au lieu de donner de la dextrine par les acides, elle donne du séminose. La *lignine* ou substance du bois est un peu différente de la cellulose, car elle est plus riche en carbone et insoluble dans la liqueur cuivrique; elle imprègne les parois de certaines cellules et particulièrement des vaisseaux du bois. La *cutine* est voisine de la lignine, mais elle ne se produit que dans les cellules de l'épiderme, dont la cellulose externe se désoxyde et donne la cutine, insoluble dans la liqueur cuivrique et inattaquable par le *Bacillus amylobacter*; les cellules cutinisées dégénèrent assez rapidement. Il en est de même des cellules subérisées, qui se rencontrent dans la couche sous-épidermique formant le *suber* ou *liège*. La *subérification* transforme la cellulose en une matière voisine de la cutine, mais imperméable à l'eau. Quant à la *gélification*, elle diffère des procédés précédents, non quant à l'origine de la *gélose*, mais quant au résultat de l'opération. La *gélose* est relativement plus rare; elle se rencontre chez certaines graines, celles du lin, du cognassier, etc., dont la membrane cellulosique au contact de l'eau se gélifie, c'est-à-dire se transforme en une sorte de gelée qui ressemble aux mucilages et aux gommes et se dissout peu à peu, mettant l'embryon en liberté. La gélification porte sur les substances intercellulaires aussi bien que sur la membrane; dans ce dernier cas, elle peut aboutir à la liquéfaction totale, à l'*histolyse* et par conséquent à la destruction rapide des plastides, comme cela se passe pour la formation des vaisseaux. Il faut noter que les substances R du premier groupe paraissent moins toxiques pour les organismes végétaux que pour les animaux, parce qu'elles se précipitent et s'isolent chez les premiers. Quant aux substances R du second groupe, si elles ne sont pas immédiatement toxiques, bien au contraire, elles entraînent cependant, toujours par leur accumulation, comme nous allons le voir, le passage des plastides à la condition n° 2.

C. *Accumulation des substances* R. — On peut dire, d'une manière générale, que les substances R sont toutes nuisibles pour les plastides qui les produisent. Mais cette nocivité est plus ou moins visible, suivant que les substances R sont solu-

bles ou non dans le milieu ambiant (extérieur ou intérieur), car, dans ce dernier cas, elles ne peuvent agir pour modifier la composition de ce milieu. C'est pourquoi les substances R des végétaux qui précipitent, et celles qui constituent les membranes protectrices et les organes de soutien ne paraissent pas immédiatement conduire à la condition n° 2, tandis que les substances R solubles, comme les toxines, les amines, l'alcool, l'acide lactique, etc., ne tardent pas, quand elles s'accumulent, à faire passer les plastides de la condition n° 1 à la condition n° 2. Ce phénomène, nous l'avons dit, est la conséquence de ce fait que les substances R ne sont pas *isotoniques* avec les matières plastiques. Par conséquent, pour que les plastides puissent continuer à fonctionner, il faut, quand ils sont dans un milieu limité, comme c'est le cas pour les plastides des êtres complexes, que les substances R soient éliminées au fur et à mesure qu'elles se produisent. Cette élimination est normalement assurée par des organes différenciés et nous en étudierons plus loin le mécanisme. Mais en vertu de son adaptation aux conditions de vie, de la constitution conséquente de son appareil circulatoire et de ses glandes d'excrétion, chaque organisme ne peut éliminer, pour chaque organe, que la quantité de substances R qui répond à un fonctionnement moyen. Si, pour une raison quelconque, le fonctionnement devient plus actif, les substances R s'accumulent (elles peuvent, du reste, s'accumuler sous d'autres raisons, obstacles à la circulation, lésions des glandes d'excrétion, etc.) et il en résulte des phénomènes de fatigue. Cette accumulation est ainsi la conséquence de la limitation du milieu. « Cette limitation, dit Le Dantec [1], occasionne la fatigue locale dans les organes qui ont fourni un travail excessif, la fatigue générale tous les soirs après le travail quotidien ; le repos permet l'élimination des produits qui déterminaient la fatigue locale de l'organe ; le sommeil permet l'élimination des produits qui déterminaient la fatigue générale de l'organisme. »

1. *Op. cit.*, p. 282.

On comprend dès lors que la nécessité de l'élimination des substances R éliminables (solubles) détermine un balancement obligatoire entre les périodes d'activité et de repos, et que ce balancement, d'autre part, agisse dans le même sens que les conditions d'équilibre pour limiter l'accroissement indéfini du corps et réaliser l'établissement de l'état adulte. Mais l'établissement de cet état entraîne des conséquences immédiates. A côté des substances R éliminables et sous la même influence de l'assimilation fonctionnelle se produisent d'autres substances R qui ne sont pas éliminables parce qu'elles sont insolubles normalement dans le milieu ambiant. Or, ces substances R insolubles continuant à se produire pendant les périodes d'activité sans se détruire pendant les périodes de repos, il en résulte que, par suite des dimensions limitées du corps, ces substances prennent, au détriment des matières plastiques elles-mêmes, une place de plus en plus considérable, de telle sorte que l'activité d'un nombre croissant de plastides devient impossible et que le fonctionnement des organes se ralentit, la structure et la solidité ou la résistance de ces organes étant en même temps modifiées. C'est là ce qui caractérise les phénomènes de *vieillesse*. La vieillesse est donc, chez les êtres complexes, la conséquence nécessaire de l'accumulation des substances R non éliminables et, en définitive, de l'assimilation fonctionnelle et c'est là ce qui rend la mort fatale pour tous les organismes pluricellulaires.

Il serait utile ici d'entrer dans le détail de la formation des substances R non éliminables et de montrer comment, en augmentant, elles isolent peu à peu le plastide, comme on le voit dans les cartilages, et empêchent les substances Q d'entrer en contact avec lui, comment enfin ces substances s'incrustent de matières minérales, et limitent de plus en plus l'ampleur du fonctionnement. Mais nous ne pouvons qu'indiquer ce mécanisme dont l'étude ne saurait être abordée dans un livre comme celui-ci et que donner quelques brèves indications sur certains phénomènes de vieillesse, en rappelant seulement au préalable que c'est la production des substances R fixes qui

amène l'agrégation des premiers blastomères, qui maintient l'union des cellules des êtres polyplastidaires, qui fournit des points d'appui aux éléments contractiles et à tous les tissus leurs matières de soutien. L'utilité de la production de ces substances, grande au début, bien que nulle à la fin, explique ainsi pourquoi elle a lieu.

Chez les animaux et surtout les animaux supérieurs, les phénomènes de vieillesse se traduisent généralement par une augmentation des productions cornées et épidermiques, et par une tendance à l'ossification de tous les tissus conjonctifs et élastiques, ce qui amène l'ossification des cartilages et des tendons, l'athérome, les ankyloses, etc., phénomènes dont il est facile de comprendre le mécanisme et la signification après ce qui a été dit précédemment.

La formation du squelette interne et externe se rattache étroitement, en effet, aux phénomènes de vieillesse, compliqués ici de dépôt, dans les substances de soutien (substances R) de matières minérales diverses. C'est ce que montre l'ossification des cartilages, car les vertèbres sont primitivement cartilagineuses, et elles ne s'ossifient, c'est-à-dire ne s'imprègnent de sels de chaux, que plus tard. On ignore encore en partie comment se fait ce dépôt minéral, qui semble cependant ne pouvoir s'exécuter que dans des parties dégénérées ou inertes. Ces cartilages d'ailleurs dérivent ou du tissu conjonctif ou même de cellules indifférentes. Le développement a lieu par multiplication et accroissement des cellules qui se transforment finalement en vésicules nucléées et transparentes. La substance intermédiaire provient de l'activité propre de ces cellules par un processus évidemment analogue à celui qui forme la cellulose et la lignine; elle semble produite par la couche pariétale du protoplasma, et se fusionne avec les autres substances intermédiaires quand elle arrive à leur contact. Peut-être dans cette substance intermédiaire existe-t-il de fins canalicules qui mettent en communication les cavités du cartilage où subsistent des plastides nucléés. Ces canalicules permettraient la réalisation des conditions nécessaires à

la vie alimentaire manifestée de ces plastides; quand ils se bouchent, le plastide ne pouvant plus recevoir de substances Q, se détruit et meurt.

L'*athérome* des vaisseaux et spécialement des artères, c'est-à-dire la perte de l'élasticité sous l'influence d'une minéralisation de leur tissu, est un phénomène de même ordre. Cette minéralisation, qui entraîne une grande fragilité des artères, est parfois d'origine pathologique; mais il est loin d'en être toujours ainsi, car, chez les vieillards, les tuniques vasculaires perdent de leur élasticité et les vaisseaux peuvent même s'oblitérer partiellement, amenant la dégénérescence et la mortification des éléments anatomiques ainsi privés de substances Q.

Les phénomènes de vieillesse sont absolument analogues chez les végétaux. L'accumulation des substances R non éliminables entraîne l'épaississement et l'imperméabilité des parois des cellules; les échanges ne pouvant plus se faire, les cellules meurent. Cette accumulation de substances R a surtout naturellement lieu dans les tissus de soutien, comme le *parenchyme,* sorte de conjonctif unissant les divers appareils de la plante, comme le *collenchyme*, le *parenchyme scléreux* et le *sclérenchyme*, qui se rencontrent surtout chez les végétaux qui prennent un certain développement ou dans les organes qui doivent offrir une certaine résistance à l'écrasement. Le collenchyme se forme par simple épaississement des parois cellulaires et reste cellulosique; ses cellules prismatiques renferment peu de protoplasma. Il se trouve au-dessous de l'épiderme et forme, par exemple, les angles de la tige quadrangulaire des labiées et les bandelettes saillantes de la tige des ombellifères. Le parenchyme scléreux est plus solide encore que le collenchyme et est presque toujours un tissu mort; il constitue les coquilles endocarpiques des noyaux de cerise, d'abricot, et les enveloppes si dures de la noix et du coco. Quant au sclérenchyme, c'est un tissu formé de longues fibres lignifiées, comme dans le chanvre et le lin. D'autres cellules que des fibres peuvent, du reste, constituer le sclérenchyme; mais, dans tous les cas, la lignification est toujours avancée,

et par conséquent le protoplasma, ne pouvant plus se nourrir, a disparu par dégénérescence et destruction, remplacé parfois par un liquide aqueux.

La minéralisation des tiges est un phénomène de vieillesse que l'on rapproche de l'ossification. La cellulose, en effet, s'imprègne facilement de silice, par exemple, comme dans le chaume du blé et les prêles, ou même de carbonate de chaux, comme dans les algues corallines. La minéralisation, d'ailleurs, est extrêmement répandue chez les végétaux, notamment dans les feuilles, en raison de la transpiration et de la chlorovaporisation dont elles sont le siège. L'eau qui est éliminée de la sorte contient, en effet, certaines matières minérales qui, ne pouvant s'échapper en même temps, se déposent, cristallisent parfois ou imprègnent les tissus, mettant ainsi peu à peu obstacle à leur activité fonctionnelle. C'est pourquoi les feuilles contiennent beaucoup plus de matières minérales que les autres parties de la plante, comme le montrent les chiffres suivants qui donnent la proportion pour 100 de matières minérales :

Bois...........................	0,55	pour 100.
Aubier........................	2,65	—
Écorce........................	7,17	—
Feuilles......................	14,20	—
Graines......................	3,10	—

Cette haute minéralisation intervient évidemment dans le phénomène de la chute des feuilles, en produisant une oblitération plus ou moins complète des canaux nourriciers.

Il importe de noter que certains phénomènes de vieillesse sont périodiques chez les végétaux. C'est ainsi que, dans les *tubes criblés* du liber, le crible s'épaissit autour des pores en cal qui les oblitère en automne, de telle sorte que les cellules de ces tubes passent à la condition n° 2 ; mais, au printemps, le cal se gélifie et se résorbe, la communication est rétablie et la cellule revient aux conditions de sa vie élémentaire manifestée. Néanmoins, le liber est souvent un tissu dégénéré et l'on n'y trouve que rarement des cellules à protoplasma pa-

riétal avec noyau et leucites. Un autre exemple de phénomène de vieillesse périodique nous est fourni par la chute des feuilles caduques (annuelles) ou persistantes (quatre ou cinq ans, chez le fusain, le houx, les gymnospermes). L'organe meurt par oblitération des canaux nourriciers ; il se forme du liège dans le pétiole et les cellules voisines se gélifient, de telle sorte que le moindre choc suffit à détacher la feuille.

Tels sont quelques-uns des principaux phénomènes de vieillesse, consécutifs à l'accumulation de substances R non éliminables. Il y en a beaucoup d'autres ; mais ce que nous venons d'exposer suffit à faire comprendre comment, en dehors même de toute synergie (et à plus forte raison quand cette synergie existe), la mort est, pour les organismes polyplastidaires, la conséquence nécessaire du fonctionnement vital.

2° Sécrétions.

Certaines sécrétions glandulaires se rattachent au catabolisme fonctionnel, car quelques-uns des produits élaborés sont des substances R de l'assimilation fonctionnelle. Mais, dans la plupart des cas, ces produits sont le résultat de la condition n° 2 et proviennent par conséquent d'une destruction partielle ou totale des substances plastiques de l'élément glandulaire. Il faut donc distinguer, au point de vue de l'interprétation physiologique, ces deux sortes de glandes et indiquer sommairement, pour chacune d'elles, le mécanisme de la formation des produits spécifiques. Remarquons cependant au préalable, comme le fait Ranvier, que tous les éléments histologiques sont des cellules à sécrétion fonctionnelle, puisque tous donnent des substances R par synthèse assimilatrice. Ce qui distingue les vraies cellules glandulaires des autres éléments histologiques, c'est donc seulement l'utilité des produits qu'elles fournissent, utilité qui, nous le verrons, n'a rien d'absolu.

Les cellules glandulaires sont des éléments de plastides incomplets en connexion de contiguïté avec un élément nerveux périphérique, qui complète le plastide dont elles font partie.

Elles ne peuvent donc être à la condition n° 1 que si cet élément nerveux leur apporte une *excitation* qui n'est sans doute qu'un apport très faible de substance chimique, ou peut-être d'énergie électrique ou autre. C'est là ce qui explique les belles expériences de Ludwig sur les glandes salivaires, et le fait qu'une excitation des nerfs *excito-sécrétoires* amène la sécrétion glandulaire. Il est facile de comprendre que l'excision (qui n'est qu'une mérotomie) supprime la sécrétion. Pour être en état de vie élémentaire manifestée, la cellule glandulaire a ainsi besoin non seulement de l'apport que lui fait l'élément nerveux, mais aussi d'une quantité toujours suffisante de substances Q, que lui amène le sang. Mais le système vasculaire qui entoure les éléments glandulaires est également sous la dépendance d'éléments nerveux qui amènent, les uns, la vaso-dilatation du vaisseau, les autres, la vaso-constriction. Dans le premier cas, la glande est abondamment pourvue des substances Q, et si l'élément nerveux sécrétoire agit en même temps, la sécrétion se produit d'une manière continue. Dans le second cas, au contraire, bien que l'élément nerveux sécrétoire agisse pour mettre la cellule glandulaire à la condition n° 1, la sécrétion peut se produire au début, mais ne tarde pas à se ralentir et à s'arrêter, comme l'a montré Czermak, parce que la cellule glandulaire manque des substances Q qui sont nécessaires à son assimilation fonctionnelle. L'hyperhémie n'est donc qu'une des conditions essentielles de la sécrétion glandulaire. Ajoutons, enfin, que les sécrétions dites *paralytiques* (par exemple, salive paralytique sous-maxillaire produite par la section de la corde du tympan) précèdent de très peu la dégénérescence de la glande, puisque le plastide se trouve ainsi mérotomisé, mais s'expliquent par la circulation sanguine continue, mieux peut-être que par l'excitation du bout central nerveux, comme le pense Langley.

En résumé, les deux conditions essentielles du fonctionnement des éléments glandulaires sont l'excitation apportée par l'élément nerveux complémentaire et une irrigation sanguine convenable. Ces conditions réalisées amènent l'assimi-

lation fonctionnelle de l'élément glandulaire et la production de substances R, qui sont précisément les matières de la sécrétion. Mais, nous l'avons dit, il n'en est pas toujours ainsi. Pour certaines glandes, notamment les glandes muqueuses, les glandes à pepsine et les cellules pancréatiques, les matériaux de la sécrétion paraissent s'accumuler pendant les intervalles de repos. Dans ces intervalles, l'excitation nerveuse nécessaire à la vie élémentaire manifestée n'existant pas, la cellule glandulaire est à la condition n° 2, et par conséquent les produits qu'elle élabore sont des produits de destruction. Mais cette destruction peut ne pas être totale. Alors, lorsque l'excitation nerveuse arrive, complétant les conditions de la vie élémentaire manifestée, les produits de destruction sont éliminés par rupture de la paroi cytoplasmique, et la cellule entre en assimilation fonctionnelle ; il y a simultanément dégagement de chaleur, d'électricité, absorption intense d'oxygène, comme le montre l'état du sang. Lorsque l'excitation cesse, tous ces phénomènes prennent fin, en même temps que prend fin la condition n° 1 ; puis, comme on le constate dans les grosses cellules des glandes sous-maxillaires par exemple, le protoplasma, de granuleux et condensé, passe à l'état de filaments, entre les mailles desquels s'accumule un liquide clair, le mucigène, qui résulte de la destruction du plastide à la condition n° 2.

Si, à ce moment, l'excitation nerveuse survient, il y a élimination des produits de destruction, diminution du volume global de la cellule par suite de cette élimination et condition n° 1, puis le cycle recommence. Ranvier a appelé *mérocrines*, les cellules glandulaires dont les produits spécifiques, formés pendant le repos, sont éliminés au moment de l'activité, sans que la formation de ces produits entraîne la mort cellulaire. Si donc l'influx nerveux et l'hyperhémie sont nécessaires à la production des sécrétions, comme l'expérience le prouve, c'est parce que, en permettant l'assimilation fonctionnelle, ils augmentent la masse des substances plastiques, et comme les matières de sécrétion résultent de la destruction de ces substances plastiques, ils sont d'autant plus abondants que la synthèse assimilatrice

a été plus énergique. Voilà pourquoi la section de la corde du tympan provoque au bout d'un certain temps, d'après Cl. Bernard, la sécrétion, dans les glandes sous-maxillaires, d'une salive paralytique, sécrétion qui précède *immédiatement* la dégénérescence de la glande. Voilà aussi pourquoi, quand les nerfs sont excités, la sécrétion continue, comme l'ont montré Ludwig et Czermak, alors même que tous les vaisseaux sont liés, fait qui serait inexplicable si le mucigène ne résultait pas de la destruction des matières plastiques des cellules glandulaires. La sécrétion continue de ces glandes, quand les nerfs sécrétoires et vaso-dilatateurs sont excités, s'explique, comme Stöhr l'a indiqué [1], par ce fait que les cellules d'un acinus n'entrent pas toutes simultanément en activité, et que par conséquent, la mucine n'est éliminée que successivement.

Chez d'autres éléments glandulaires, la destruction est totale, et par conséquent ces éléments meurent en subissant la fonte cellulaire, qui donne les produits de sécrétion. Ranvier les appelle *holocrines*. On en trouve un exemple dans les glandes sébacées, dont les éléments ne semblent pas innervés et sont en conséquence des plastides complets. Ces éléments, qui se reproduisent par le bas, se modifient à mesure qu'ils se rapprochent du débouché externe de la glande et se remplissent peu à peu de granulations graisseuses, car, séparés, par les cellules plus jeunes, du plasma nutritif interstitiel, ils se nourrissent de moins en moins facilement et passent enfin de la condition n° 1 à la condition n° 2. A ce dernier état, ils meurent, subissent la dégénérescence graisseuse, se détachent et sont éliminés à l'extérieur. La matière sébacée, ainsi produite, a une composition voisine de la graisse des éléments musculaires dégénérés et de l'adipocire.

Tel est le mécanisme des principaux types de sécrétion. Il faudrait y ajouter la sécrétion externe proprement dite (rénale, sudorale, etc.), qui est différente, mais nous y reviendrons en parlant des *excrétions*. Notons toutefois que, en partant des

1. Landois, *op. cit.*, p. 250.

idées de Gley[1] sur le rôle des glandes, il n'y a aucun rapport entre la fonction de chacune des glandes, soit nutritive, soit défensive, et le mode d'élaboration de ses produits, de telle sorte que, dans l'étude sommaire que nous faisons ici, nous nous contenterons d'indiquer le rôle de quelques-unes des glandes à sécrétion interne, dont certains produits semblent résulter du catabolisme fonctionnel, ayant précédemment fait connaître l'action des glandes digestives et renvoyant au paragraphe suivant pour celles des glandes à sécrétion externe proprement dite (reins, glandes sudoripares, etc.).

De toutes ces glandes, la plus importante est le foie, qui, en outre des fonctions glycogénique et biliaire ci-dessus mentionnées, possède des fonctions uropoïétique, hématopoïétique et antitoxique. Cette dernière fonction consiste à accumuler les substances toxiques qui sont éliminées avec la bile ou déversées très lentement dans l'économie, de manière à en atténuer les effets, à modifier les alcaloïdes et les poisons animaux, à diminuer, par la bile, l'intensité des fermentations intestinales, et enfin à transformer les produits de ces fermentations, phénol, indol, scatol, qui sont toxiques, en sels d'acides sulfoconjugués, et les sels ammoniacaux en substances non toxiques et spécialement en urée. Mais le pouvoir antitoxique du foie semble lié à sa richesse en glycogène, comme l'a montré Roger, puisque, quand la glande hépatique est privée de cette dernière substance, les poisons injectés dans la veine porte se retrouvent dans les veines sus-hépatiques, tandis qu'ils ne s'y montrent pas si le foie est chargé de glycogène. Cette action s'explique par les modifications que les alcaloïdes subissent quand ils sont chauffés en vase clos en présence du glucose, modifications qui, d'après A. Gautier, diminuent très sensiblement leur toxicité. On se rend compte ainsi de ce fait que, la fièvre faisant disparaître le glycogène du foie, cet organe ne peut plus, dans les maladies à hyperthermie, arrêter les poisons de l'organisme ni les toxines des microbes pathogènes.

1. Gley, *Conception et Classification des glandes* (*Revue scientifique*, 1893, deuxième semestre, p. 8 et suiv.).

A cette fonction antitoxique du foie, qui ne se manifeste que pendant l'intégrité et les périodes d'activité de la glande, il faut joindre sa fonction uropoïétique. Nous avons indiqué le mécanisme de la production de l'urée par dédoublement hydrolytique des albuminoïdes. Ce dédoublement se fait dans tous les tissus, mais particulièrement dans le foie. Mais, dans certains cas, l'activité propre des cellules hépatiques semble intervenir, pour transformer les sels ammoniacaux et particulièrement le carbonate d'ammoniaque — qui sont toxiques, comme l'ont montré les expériences de Eck et de Nencki — en urée ou en acide urique. C'est pourquoi, quand le tissu hépatique est profondément altéré, comme dans la cirrhose, l'excrétion de l'urée est sensiblement diminuée. Il est probable que l'intoxication qui se produit est due, comme le pensent Hahn et Nencki, au carbonate d'ammoniaque, qui se produit par dédoublement des albuminoïdes alimentaires, substance qui normalement est assimilée par la cellule hépatique, et restituée, en perdant de l'eau, sous forme d'urée.

L'action antitoxique du sérum sanguin, récemment découverte par Behring, se juxtapose à celle du foie; cette action, qui se manifeste contre les toxines des microbes pathogènes, les venins, etc., et que la vaccination augmente et fortifie, résulte très vraisemblablement des sécrétions fonctionnelles (substances R) de tous les tissus; mais on ignore la nature exacte et le mécanisme de ces sécrétions, qui agissent comme antagonistes des poisons (antitoxines) et semblent se produire d'autant plus abondamment que la quantité des toxines est plus considérable.

Le pancréas produit, en outre des ferments digestifs, un ferment qui a la propriété de détruire le surplus du sucre produit par l'organisme qui n'est ni transformé en glycogène, ni brûlé par l'oxygène respiratoire. C'est dans le sang que Lépine et Barral ont tout d'abord trouvé le ferment glycolytique, mais ils pensent qu'il a son origine dans le pancréas, car l'ablation totale du pancréas fait immédiatement apparaître, comme l'ont montré Von Mering et Minkowsky, une glycosurie intense;

en outre, le ferment glycolytique se montre moins abondant chez les diabétiques ou les animaux rendus artificiellement glycosuriques; enfin une faible partie du pancréas, laissée en place ou greffée sous la peau, suffit à empêcher la glycosurie et par conséquent à maintenir la destruction du sucre.

Quelle est l'origine de ce ferment, qui n'a d'ailleurs pas pu encore être isolé du pancréas? Nous l'ignorons. S'il est réellement le produit de la sécrétion interne de cette glande, on peut admettre qu'il représente une sécrétion fonctionnelle, c'est-à-dire une substance R, résultant de l'activité des cellules pancréatiques. En effet, l'expérience clinique apprend que, dans le diabète maigre, avec lésions du pancréas, l'énorme glycosurie n'apparaît que progressivement et au fur et à mesure que la glande s'altère davantage. D'autre part, les animaux chez lesquels on provoque une dégénérescence du pancréas, ne présentent pas tout de suite de glycosurie, sans doute parce qu'à la première période, les cellules intactes peuvent encore produire un ferment, qui cesse de paraître aussitôt que la dégénérescence atteint ces cellules.

Les fonctions de la rate semblent multiples, mais sont encore mal connues. Sans parler ici de son rôle dans la circulation abdominale, dans la formation des leucocytes, dans la destruction et la formation des globules rouges, dans la production, soutenue par Schiff et par Herzen, des tryptogènes, et dans celle de l'urée, admise par Horbaczewski, nous ferons seulement remarquer que son ablation, d'une part, comme l'a montré Stinstra, permet aux animaux de mieux supporter l'inanition, car il y a destruction moins active des hématies, et, d'autre part, paraît diminuer les qualités bactéricides du sérum sanguin, puisque le vaccin du tétanos notamment reste inefficace chez les animaux dératés.

Les sécrétions du corps thyroïde paraissent aussi antitoxiques, car l'ablation totale de cette glande détermine la maladie décrite par Ord sous le nom de *myxœdème*, maladie qui résulte bien des sécrétions que cette glande verse dans le sang. Gley, en effet, en injectant à des animaux sains le sérum d'animaux

hyroïdectomisés, a déterminé les accidents du myxœdème (lassitude, gonflement des membres, etc.), tandis que l'injection du liquide thyroïdien a fait cesser, comme l'a montré Charrin, chez des animaux atteints de myxœdème par thyroïdectomie, les symptômes d'intoxication. Il semble résulter de ces expériences que la glande thyroïde sécrète, à l'état d'activité, des substances R capables de détruire les poisons produits par l'organisme lui-même et de rendre les éléments nerveux réfractaires à l'action de ces poisons.

Les capsules surrénales jouent probablement un rôle analogue à celui du corps thyroïde, car les expériences de Brown-Sequart ont montré que l'ablation de ces capsules entraîne la mort rapide et une augmentation du pigment dans le sang (maladie bronzée ou d'Addison). Or, Abelous et Langlois ont vu que le sang d'animaux privés de capsules détermine, en injection, des accidents curariformes. Ils en ont conclu que les capsules surrénales sécrètent des substances qui modifient ou détruisent les poisons musculaires (substances R des muscles). Tant que ces glandes existent, les accidents toxiques ne peuvent se produire. Si elles sont détruites, l'accumulation de ces substances R empoisonne les muscles. Il est probable que la perturbation de la distribution du pigment, qui accompagne les lésions des capsules surrénales, est un effet des poisons musculaires accumulés dans l'organisme.

Il ne s'ensuit pas nécessairement que, comme on l'a dit, les capsules surrénales, en détruisant les toxines musculaires, préparent un champ d'évolution favorable aux bactéries pathogènes, bien que leur ablation semble permettre une plus longue résistance au virus pyocyanique, car la survie des animaux décapsulés tend à indiquer que des capsules accessoires (que l'on a trouvées quelquefois) peuvent suppléer aux fonctions des vraies capsules absentes.

En résumé, presque toutes les glandes à sécrétion interne et à rôle défensif semblent donner leurs produits spécifiques sous l'influence de la vie élémentaire manifestée de leurs éléments, c'est-à-dire que ces produits sont des substances R. Il

ne paraît pas en être de même, au moins d'après ce que nous savons actuellement, des produits des glandes à sécrétion externe, que ces produits aient un rôle défensif et protecteur (glandes sébacées, glandes à venin) ou nutritif (glandes digestives). Les substances élaborées résultent, en effet, comme nous l'avons montré pour les glandes sous-maxillaires, de la condition n° 2, c'est-à-dire de la destruction partielle ou totale des matières plastiques de l'élément glandulaire. Cette destruction, au reste, n'a rien d'absolu; elle dérive uniquement de l'observation microscopique, qui nous montre, dans les périodes de repos, le protoplasma des cellules des glandes à sécrétion externe se désorganisant en donnant naissance à des matières d'excrétion tout à fait comparables aux produits de dégénérescence des mérozoïtes sans noyau, tandis qu'on ne signale jusqu'à présent rien de semblable dans les éléments des glandes à sécrétion interne, qui ne donnent pas lieu, au moment de l'excitation, quand ces éléments sont directement innervés, à une *décharge* excrétrice. Il est donc impossible d'admettre l'interprétation de Van Gehuchten, qui veut que la période de repos pendant laquelle l'élément glandulaire accumule les matériaux d'élimination corresponde à sa période de nutrition ou d'assimilation, puisque les phénomènes physiques (production de chaleur, d'électricité) et chimiques (consommation d'oxygène), qui accompagnent nécessairement l'assimilation et les réactions qui la constituent, font défaut pendant le repos et l'accumulation des produits d'excrétion, tandis qu'ils se produisent au moment du passage de l'influx nerveux. Manifestement, dans ce cas, et contrairement à l'opinion généralement admise, les sécrétions sont des produits de destruction et non de l'activité fonctionnelle.

3° Excrétions.

De même que l'élément anatomique élimine les substances R qui résultent de son fonctionnement et les produits de destruction partielle qui résultent de son état de repos, ainsi le

corps des êtres complexes rejette au dehors ses déchets, ses excréments, c'est-à-dire, et les substances R, et les produits de destruction, transformés ou non. Mais dans cette élimination, comme dans la sécrétion glandulaire, il convient, en dehors de toute interprétation, de distinguer deux temps : le temps de la sécrétion, qui correspond à la période au cours de laquelle le produit spécifique s'élabore (mucine, venin, urine, sueur, etc.), et le temps de l'excrétion, qui correspond à la période où les matières élaborées sont rejetées dans le milieu ambiant (interne pour les éléments anatomiques, externe pour les organismes). On désigne d'habitude sous le nom d'*excrétions* les phénomènes qui aboutissent, chez les êtres complexes, à cette élimination au dehors, et l'on appelle *excreta* les matériaux ainsi éliminés.

La nature et la quantité de ces excreta, à propos desquels nous avons déjà fourni quelques notions (p. 232 et *Rations alimentaires, passim*), ne donnent que des indications fort incertaines sur le fonctionnement des organismes complexes, et pour deux raisons : d'abord, nous ignorons encore quelles transformations successives subissent les substances R des divers plastides actifs et les produits de destruction des plastides au repos ; en second lieu, toutes les substances R ne sont pas, comme nous le savons, éliminables, non plus probablement que certains matériaux de destruction qui ont une tendance à se fixer (*tophi*, par exemple). Chez les plantes mêmes, la plupart des matières d'excrétion restent incluses dans les tissus qu'elles mortifient plus ou moins.

Toutefois la comparaison, chez les vertébrés supérieurs, des excreta aux différents âges et à l'état normal et pathologique, montre que les matériaux de déchet varient plus avec l'ampleur du fonctionnement ou ses altérations qu'avec son ralentissement, car, dans le repos, les plastides qui dégénèrent forment des réserves dont l'utilisation n'est pas immédiate et dont les déchets, en conséquence, ne figurent pas dans les excreta. Il faudrait donc, pour tirer des indications précises des excrétions, connaître aussi la *masse morte* de l'individu,

c'est-à-dire la nature et le poids des substances R non éliminables et des produits de destruction (masse adipeuse, par exemple) qu'il renferme, et en suivre le rapport avec les matières plastiques aux différents âges et aux diverses conditions de la vie. Mais ce calcul est impossible à faire sur le vivant, et tout ce qu'on peut obtenir, c'est le poids moyen, pour un adulte, des différents excreta par kilogramme du corps.

Le rapport ainsi établi varie d'ailleurs avec l'âge; car, pendant la jeunesse ou période de croissance, l'assimilation l'emporte nécessairement sur la désassimilation; pendant la maturité ou période d'équilibre, elles se compensent sensiblement, tandis que pendant la vieillesse la désassimilation devient prédominante, surtout si l'on fait entrer en compte les substances R non éliminables. Ce rapport varie encore non seulement au cours du développement de certains animaux (métamorphoses) dans lequel des phénomènes histolytiques interviennent, suivis, il est vrai, d'histogenèse, mais aussi dans la maladie franche (que compense, en cas de guérison, la *convalescence* et son activité fonctionnelle) et dans la misère physiologique, l'inanisation, les alimentations exclusives et l'inanition.

Relativement aux causes de variations physiologiques des excrétions, les recherches sur l'inanition ont fourni des notions précieuses. Le diagramme ci-contre (fig. 18), établi d'après les chiffres de Bidder et Schmidt, donne la progression journalière de la perte de poids total et de la perte d'urée d'un chat inanisé. De ce diagramme et des chiffres qui y correspondent [1], on peut tirer les indications suivantes : d'abord l'excrétion de l'urée diminue beaucoup plus que celle de l'acide carbonique, d'où l'on peut naturellement induire que la destruction de la graisse est plus considérable que celle des albuminoïdes. La quantité de graisse détruite journellement est relativement constante, tandis que la proportion de matières albuminoïdes détruites diminue de plus en plus ; elle semble, du reste, accélérée par l'ingestion d'eau. Des recherches, faites par Zuntz

1. Landois, *op. cit.*, p. 435.

et Lehmann, chez le jeûneur Cetti, ont montré, d'autre part, que la consommation d'oxygène et la production d'acide carbonique, par kilogramme du corps, atteignent rapidement un minimum au-dessous duquel elles ne s'abaissent plus.

Les pertes de poids que subissent les organismes inanisés ne portent pas également sur tous les organes ni proportionnellement à leur poids respectif. Les modifications qu'ils subissent ne sont pas non plus de même nature. C'est ainsi que les os, par exemple, diminuent simplement de poids, tandis que les réserves nutritives et les graisses surtout disparaissent rapidement. Enfin, certains organes, comme le cœur, sont à peine modifiés parce qu'ils utilisent tous les matériaux nutritifs que leur fournit la fonte ou la dégénérescence des autres tissus.

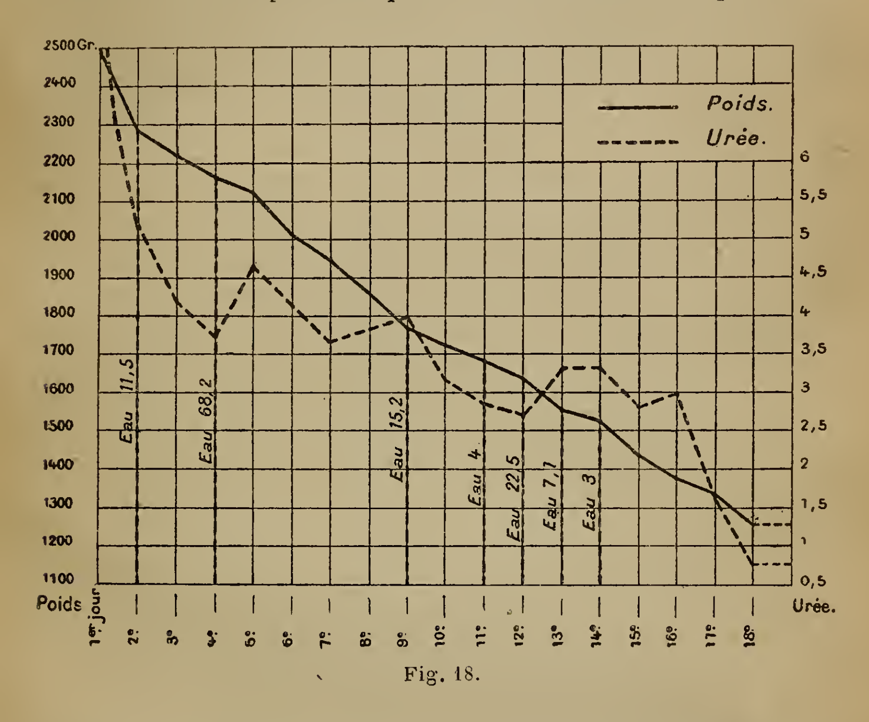


Fig. 18.

D'une manière générale, les masses adipeuses sont les premières atteintes par l'inanition. Le sang ensuite se concentre, perd de son eau et la quantité absolue des globules rouges di-

minue. Viennent ensuite les viscères, les muscles, les os, enfin les centres nerveux et le cœur, qui sont les derniers à se ressentir de l'inanition. En même temps les sécrétions diminuent, la température du corps s'abaisse, les respirations sont plus rares, le pouls devient plus faible et moins fréquent[1]. Le tableau suivant indique, d'après Voit, la perte de poids subie par les différents organes d'un chat mort d'inanition[2] :

	PERTE POUR 100 DU POIDS INITIAL de chaque tissu.	PERTE POUR 100 DU POIDS TOTAL du corps.
Graisse	97,0	26,2
Rate	66,7	0,6
Foie	53,7	4,8
Testicules	40,0	0,1
Muscles	30,5	42,2
Sang	27,0	3,7
Reins	25,9	0,6
Peau	20,6	8,8
Intestins	18,0	2,0
Poumons	17,7	0,3
Pancréas	17,0	0,1
Os	13,9	5,4
Centres nerveux	3,2	0,1
Cœur	2,6	0,02
Reste du corps	36,8	5,0

La signification globale des excreta ainsi indiquée, il nous faut voir le mécanisme de l'élimination de ces excreta, en nous rappelant que toute cellule excrète pour son propre compte et tout d'abord ses substances R et les autres matériaux de déchet dans le milieu ambiant. C'est le sang qui recueille ces divers produits et par un processus tout à fait comparable à celui par lequel les matériaux digérés et absorbés passent du

1. J. Laumonier, *op. cit.*, p. 14.
2. Landois, *op. cit.*, p. 435.

tube digestif dans le torrent circulatoire. La diffusion explique, à peu près seule, ce passage des matériaux désassimilés d'abord dans le liquide interstitiel et la lymphe qui baignent les cellules, puis dans le sang, car ces liquides ne renferment pas les matériaux divers (substances R, produits de destruction) que contiennent les sucs cellulaires ; or, tous ces matériaux sont solubles et diffusibles et il se produit ainsi un courant de matériaux de déchet vers l'extérieur et de matériaux nutritifs vers l'intérieur. L'activité propre des cellules peut d'ailleurs intervenir, comme nous le verrons, pour déterminer ou faciliter ce passage.

Les matériaux désassimilés (substances R et produits de destruction), ainsi versés dans le sang, continuent à être véhiculés jusqu'aux émonctoires naturels. Au cours de ce trajet, il y a modification chimique, sous l'influence des réactifs du sang, ou résorption de certains matériaux de déchet par des cellules pour lesquelles ils deviennent des substances Q. Mais il n'en est pas généralement ainsi, car la concentration de ces matériaux est moins forte dans le sang que dans la lymphe transsudée ; s'il en était autrement, si les organes d'excrétion ne fonctionnaient pas, la teneur du sang en produits désassimilés deviendrait égale à celle des liquides qui baignent directement les cellules, et la diffusion vers l'extérieur ne pourrait plus avoir lieu en dehors de l'influence que peut avoir l'activité propre des cellules. Or, cette diffusion est nécessaire, parce que ces produits désassimilés sont toxiques et déterminent, à un certain degré de concentration, le passage des plastides à la condition n° 2.

La circulation assure l'élimination rapide des produits de désassimilation, puisque, en vertu même de son déplacement continu, le sang est constamment renouvelé et se trouve, par conséquent, en état de recevoir par diffusion une nouvelle quantité de matières de déchet. Mais il faut qu'en certains points de son parcours, des organes spéciaux drainent les matériaux inutiles ou toxiques qu'il renferme pour les rejeter dans le milieu extérieur, afin qu'ainsi la composition du sang res-

tant constante, la diffusion puisse toujours s'opérer et les plastides continuer à fonctionner.

Ces organes sont les organes d'excrétion, sortes de glandes spécifiques qui paraissent intervenir dans l'élimination non seulement par les membranes qu'elles constituent, mais aussi par l'activité de leur protoplasma. Ces organes, du reste, sont différenciés et n'éliminent chacun que certains produits : le poumon, l'acide carbonique ; le rein, l'urée, l'acide urique, certains sels ; le foie (par la bile), des acides, des pigments, la cholestérine, etc. Nous avons étudié précédemment l'élimination pulmonaire et la bile — certains pigments biliaires, des sels, la taurine sont, du reste, résorbés — nous n'y reviendrons pas et nous nous contenterons d'indiquer le mécanisme de l'excrétion et la composition générale de l'urine, de la sueur, de la matière sébacée et du lait.

Nous avons indiqué (p. 179) les conditions mécaniques de l'élimination de l'eau par les reins ; nous ne nous arrêterons ici que sur le rôle que l'on attribue à l'activité des éléments du rein dans l'élimination des sels et de l'urée. D'après la théorie de Bowmann, le glomérule sépare du sang l'eau et les sels ; mais dans cet acte, la filtration paraît jouer le rôle le plus important, tandis que les cellules de l'épithélium des tubes contournés sécrètent les produits spécifiques, urée, acide urique, etc. L'activité propre de cet épithélium est mise en évidence par ce fait que, dans un rein où la sécrétion aqueuse est supprimée par ligature des uretères ou par une chute considérable de la pression sanguine (section de la moelle), les cellules épithéliales continuent à excréter les substances qu'elles excrètent normalement et par cet autre, signalé par Bunge et Schmiedeberg, que du sang chargé de glycocolle et d'acide benzoïque donne une urine qui contient de l'acide hippurique. Le rein a donc fait la synthèse de cet acide.

En définitive, trois conditions sont nécessaires pour que l'urine soit excrétée : une *pression artérielle* élevée ; il en résulte que tout ce qui augmente la pression artérielle (ou diminue la pression des canaux urinaires) ou la diminue (ou augmente la

pression des canaux), accroît ou diminue la sécrétion; un *sang* contenant les éléments de l'urine normale et dans certaines proportions minima, sans quoi ils ne sont plus excrétés; il faut enfin un *épithélium rénal* actif et sain. C'est ce que montre l'expérience qui consiste à faire passer dans un rein, d'abord du sang totalement privé d'urée, — dans ce cas, il ne sécrète pas, — puis ce même sang additionné d'urée, et il sécrète aussitôt, ainsi que l'a indiqué Abelès. Disons, à ce propos, que l'épithélium rénal semble jouer un rôle dans la sécrétion du phosphate de soude, qui détermine l'acidité de l'urine. L'importance des conditions vasculaires résulte de la nécessité d'une pression artérielle élevée et d'une irrigation rapide, que prouvent l'augmentation de l'urine par la vaso-dilatation rénale, la diminution par la vaso-constriction, l'oblitération partielle de l'artère rénale ou celle de la veine correspondante. On conçoit donc que le système nerveux, qui agit si fortement sur le système vasculaire, ait une influence marquée sur la sécrétion urinaire [1]. D'une manière générale, toute opération (section du grand splanchnique) qui augmente la pression et produit la vaso-dilatation rénale augmente la sécrétion urinaire; toute opération inverse (excitation du nerf vague) produit l'effet contraire (la section de la moelle arrête la sécrétion par abaissement de la pression artérielle). Il s'ensuit que le froid, en diminuant le calibre des vaisseaux cutanés, accroît la sécrétion urinaire, et que le ralentissement ou l'affaiblissement du cœur, ou la diminution de pression due aux sueurs abondantes, accompagnées de vaso-dilatation périphérique, restreint cette sécrétion. Notons que, par suite de ces relations, il se produit un certain équilibre entre l'élimination par l'urine et l'élimination par la sueur, en ce qui concerne non seulement l'eau, mais aussi l'urée. On a, en effet, trouvé dans certains cas pathologiques des cristaux d'urée sur la peau. La peau est donc capable de suppléer le rein, au moins dans une certaine mesure.

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 495-496.

L'urine est un liquide transparent quand elle est fraîche, à saveur amère et de couleur légèrement jaunâtre, plus foncée à jeun qu'après le repas ou une ingestion copieuse de boisson. Sa densité varie de 1,01 à 1,03 ; elle peut aller le matin jusqu'à 1,04. Acide chez l'homme et les carnivores, elle est alcaline chez les herbivores en raison de la quantité de sels de potasse et de soude que renferment les aliments végétaux et qui alcalinisent le sang et les urines. D'ailleurs l'urine présente quelquefois la réaction *amphotère*, c'est-à-dire réagit à la fois comme un acide et comme une base, sans que l'on sache à quoi est due cette particularité. Voici, d'après A. Gautier[1], la composition pour 1000 de l'urine normale et moyenne :

Eau	951,00
Urée	25,37
Acide urique	0,40
— hippurique	0,50
Créatine et créatinine	0,80
Xanthine	0,04
Matières colorantes	4,50
Acides gras, oxalique, phénol, indol, scatol, glucose, mucus, pepsine, etc.	Traces.
Chlorure de sodium	10,5
Sulfates alcalins	3,1
Phosphate de chaux	0,31
— de magnésie	0,45
— alcalin	1,43
Sels ammoniacaux	0,70
Acides silicique et azotique	Traces.

L'urine renferme aussi quelques gaz, azote et CO^2 ; l'oxygène ne se présente qu'en petite quantité et fait souvent défaut.

L'urée, qui contient, chez l'homme, la presque totalité de l'azote éliminé, varie, comme l'a indiqué Byasson, et comme nous l'avons vu, avec l'activité de l'organisme. Néanmoins, elle n'est pas aussi toxique qu'on le croyait autrefois et il en faut d'assez fortes doses pour amener la mort (30 grammes pour un chien de 10 kilogrammes). Elle n'est donc pas seule à déterminer

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 473.

les accidents urémiques, car d'ailleurs les oiseaux, qui n'ont pas d'urée, peuvent devenir urémiques. Comme l'urémie est la rétention non seulement de l'urée, mais de l'urine tout entière, Frerichs et Stannius attribuent les accidents urémiques à l'*ammoniémie*, c'est-à-dire à la présence dans le sang de carbonate d'ammoniaque. Les sels d'ammoniaque sont en effet très toxiques, et les symptômes urémiques offrent une grande analogie avec ceux de l'empoisonnement par l'ammoniaque. Lauder Bruton attribue cependant l'urémie à l'accumulation d'un corps voisin de l'acide oxalique, l'*oxaléthylène*. Il semble, en définitive, que l'intoxication urinaire soit due surtout aux toxines diverses qu'elle contient, peut-être aux poisons musculaires, comme nous le verrons plus loin, et non à l'urée qui paraît inoffensive.

L'acide urique n'existe guère, dans l'urine de l'homme et des carnivores, que sous forme d'urates. Mais chez d'autres animaux, les oiseaux, les reptiles, les myriapodes, les insectes et certains gastéropodes pulmonés, d'après Marchal, il joue un rôle très important, car il remplace l'urée. Enfin il n'existe pas chez les herbivores, où l'acide hippurique se substitue à lui. Il ne semble pas y avoir de parallélisme entre la production de l'urée et celle de l'acide urique. La production de ce dernier paraît liée surtout à l'activité de la peau et à l'intégrité de ses fonctions. C'est surtout quand la peau fonctionne peu ou mal qu'il se produit en abondance, comme chez les oiseaux et certains reptiles d'une part, les rhumatisants et goutteux d'autre part. Chez les oiseaux, où l'activité respiratoire est intense, il ne se produit que de l'acide urique et l'urée qu'on leur injecte est transformée en acide urique. Il y a là sans doute intervention d'un processus spécial et encore obscur, qui doit en outre expliquer la tendance à l'accumulation de l'acide urique dans le sang et les tissus chez les rhumatisants, goutteux, arthritiques, etc. Suivant Liebig, l'urine du chien renferme, en outre de l'acide urique, l'acide *cynurénique* ($C^{20}H^{14}Az^{2}O^{6} + H^{2}O$).

L'acide hippurique est très abondant chez les herbivores, où il représente le principal produit de désassimilation des ma-

tières azotées. Il paraît dériver de leur alimentation végétale, qui fournit l'acide benzoïque, lequel, en s'unissant au glycocolle, donne de l'acide hippurique. Cette combinaison semble se faire surtout dans le rein, d'après Bunge et Schmiedeberg. Cependant la grenouille et le lapin fabriquent encore de l'acide hippurique, malgré l'extirpation des reins. D'autre part, le rein frais, broyé avec de la glycérine, donne par extraction un ferment soluble qui jouit de la propriété de dédoubler l'acide hippurique en ses deux éléments constitutifs.

Nous ne dirons rien de particulier des autres éléments de l'urine, xanthine, hypoxanthine, guanine, acide phénol-sulfurique, acide succinique, acide oxalurique, acide salicylurique, acide oxalique, pyrocatéchine, scatol, indol, etc., ni des pigments urinaires, urochrome qui dérive de la bilirubine et par conséquent de l'hémoglobine, et indican ou acide indoxylsulfurique, etc., et, pour terminer ce qui a trait à l'élimination urinaire, nous nous contenterons de dire quelques mots de la toxicité de l'urine.

Cette toxicité se traduit par les accidents urémiques, rétrécissement de la pupille, puis désordres nerveux, coma ou attaques convulsives. Cette toxicité varie avec les espèces et augmente dans la maladie; elle varie aussi avec le moment, car les urines de la nuit sont convulsivantes, celles du jour, narcotiques. D'après Féré, l'urine convulsivante des épileptiques est treize fois plus toxique avant l'accès qu'après. Bouchard appelle *urotoxie* la quantité d'urine injectée qui tue 1 kilogramme de corps vivant, et *coefficient urotoxique* la quantité d'urotoxies donnée par l'unité de poids, dans l'unité de temps. Par kilogramme, l'homme élimine, en vingt-quatre heures, une quantité de poison urinaire capable de tuer 465 grammes de matière vivante.

Les matières qui déterminent la toxicité de l'urine ne sont pas encore bien connues, puisque l'urée paraît inoffensive. Charrin et Roger attribuent cette toxicité aux sels de potasse; cependant l'urine décolorée, contenant presque tous les sels de potasse, est moins toxique. C'est pourquoi Bosc et Mairet

rejettent la toxicité sur les matières colorantes. Mais il est probable qu'il faut surtout faire intervenir, comme le pensent Bouchard et A. Gautier, des bases azotées comme celles que Griffiths a trouvées dans l'urine des épileptiques, et Aducco dans l'urine normale. Dès 1880, du reste, G. Pouchet avait signalé, dans l'urine, l'existence d'un curarisant toxique, voisin du venin de *Copra capello*. La toxicité de l'urine explique, sans qu'il soit besoin d'y insister, la nécessité de son élimination rapide et par conséquent la différenciation de la fonction urinaire.

L'excrétion sudorale n'existe que chez un petit nombre d'animaux ; certains mammifères, comme le chien, en sont dépourvus ; mais là où elle existe, elle semble avoir un rôle compensateur important.

Les glandes qui produisent la sueur sont constituées, dans la partie pelotonnée, par un épithélium à cellules cylindriques nucléées, entouré d'un réseau capillaire, comparable, comme l'a montré Brücke, à celui du glomérule de Malpighi, pourvu de lymphatiques, très abondants dans le tissu cellulaire sous-cutané, et innervé par des nerfs excito-sécréteurs, indépendants des vaso-dilatateurs, comme le montre le phénomène des *sueurs froides*, coïncidant avec la pâleur de la peau (peur, agonie). D'après Ranvier, les glandes sudoripares sont mérocrines et ne subissent, en conséquence, que la fonte partielle ; la production de sueur ne serait ainsi qu'une simple filtration ; mais cette dernière manière de voir n'est guère acceptable, et il est probable qu'il faut faire intervenir des phénomènes analogues à ceux qui aboutissent aux sécrétions muqueuses et sous-maxillaires.

La production de sueur est constante (sauf *anhydrose*), mais elle donne lieu tantôt à une transpiration insensible, tantôt à une vraie sudation. A cet égard, l'état hygrométrique de l'air joue un rôle, car cet état favorise ou empêche l'évaporation, et dans ce dernier cas diminue la *réfrigération* conséquente. D'ailleurs, l'excrétion sudorale augmente avec la température et l'évaporation avec la rapidité du renouvellement de l'air.

Mais le travail musculaire, l'exhalation pulmonaire, l'hydratation du sang et la sécrétion urinaire agissent aussi. C'est pourquoi on urine moins en été qu'en hiver, car la sueur, tendant surtout à la régulation de la température par évaporation, emploie nécessairement plus d'eau quand la chaleur est forte que quand elle est faible. L'exhalation pulmonaire agit dans le même sens chez les animaux dépourvus de glandes sudoripares. C'est ainsi que le chien se refroidit par l'accélération de la respiration, par *polypnée* (Ch. Richet), qui favorise l'élimination de la vapeur d'eau par les poumons. La suppléance de la fonction urinaire par la fonction sudorale a des avantages sérieux, si l'on remarque que certains produits excrémentitiels, comme l'urée et les uréides, peuvent s'éliminer par la peau dans une proportion notable. Enfin, il y a encore un certain balancement entre la sécrétion sudorale et l'élimination par l'intestin. La constipation est assez fréquente quand la sudation est forte, et la suppression des sueurs des tuberculeux paraît amener un accroissement de l'excrétion fécale.

D'après Trumpy et Luchsinger, la sueur a une réaction alcaline, mais elle est souvent acide par suite de la décomposition de la matière sébacée; elle est incolore, légèrement trouble et a une saveur salée; son odeur est due à des acides gras volatils, variables avec les espèces, les individus et les régions de la peau, variables aussi avec les maladies, l'emploi de certains aliments ou de certains médicaments. Elle renferme, en moyenne, 98,8 pour 100 d'eau, 0,9 de matières organiques et 0,3 de matières minérales. Parmi les matières organiques, il faut mentionner les graisses neutres (palmitine, stéarine) en petite quantité (sueur de la paume de la main), la cholestérine, des acides gras volatils (acides acétique, lactique, butyrique, propionique, caproïque, formique), des traces d'albumine (caséine), de l'urée (0,1 pour 100, d'après Picard), des traces d'acides sulfoconjugués et d'oxacides, d'après Kast, d'acide urique, d'après Tischborne. Quand il y a anurie, comme dans le choléra, accompagnée de sueurs morbides, l'urée apparaît en si grande abondance qu'elle cristallise à la surface de la

peau, comme l'a constaté Schottin. Parmi les substances minérales, il faut citer le chlorure de sodium (0,2 pour 100), le chlorure de potassium (0,02 pour 100), les sulfates (0,01 pour 100), des traces de phosphates terreux et de phosphate de sodium. La sueur renferme aussi de l'acide carbonique et une petite quantité d'azote [1].

Diverses substances organiques et minérales sont éliminées par la sueur : l'arsenic, le mercure, les acides benzoïque, cinnamique, tartrique, succinique, la quinine, l'ipéca, les éthers, etc. D'autres, les *sudorifiques*, déterminent la production de la sueur par excitation des nerfs excito-sudoraux, comme la pilocarpine (qui ne passe cependant pas dans la sueur), la strychnine, la nicotine. L'atropine et la morphine à hautes doses produisent l'effet contraire.

La sueur est-elle toxique ? Les expériences de Rohrig et de Cl. Bernard semblent le prouver, de même que les accidents provoqués par le *vernissage* des animaux. Mais à quelle cause est due cette toxicité, que n'explique pas suffisamment — sauf dans certaines sueurs morbides — sa composition chimique? Cl. Bernard l'attribue à un commencement de décomposition. Bouley reporte les accidents du vernissage à un défaut d'élimination de CO^2, et Franck au retentissement qu'il a sur les centres nerveux. Ce qu'il y a de certain, c'est que le vernissage provoque des lésions médullaires, lesquelles déterminent une moindre production de chaleur, d'où l'hypothermie considérable notée par les observateurs [2].

Les glandes sébacées se rencontrent sur toute la surface de la peau, à l'exception de la paume des mains et de la plante des pieds ; elles sont, la plupart du temps, en relation avec le follicule pileux. Le *cérumen* du conduit auditif externe, le *smegma préputial*, le *vernix caseosa* du fœtus, sont des substances sébacées ; les *glandes à musc, à castoreum*, les *glandes du croupion* des oiseaux, etc., sont aussi des glandes sébacées diffé-

1. Landois, *op. cit.*, p. 525-526.
2. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 517.

renciées ; il en est de même des *glandes mammaires*. En dehors d'une spécialisation particulière (musc, par exemple), la sécrétion sébacée a pour effet de lubrifier les poils et la peau qu'elle rend souples et parfois imperméables (oiseaux).

Les glandes sébacées sont des glandes acineuses simples, qui renferment des cellules nucléées polyédriques ou arrondies; en se multipliant, ces cellules forment un épithélium stratifié dont les éléments renferment des gouttelettes graisseuses. Ces gouttelettes deviennent de plus en plus volumineuses et finissent par remplir tout le corps cellulaire, à mesure que les cellules se rapprochent de la lumière de la glande ; là, elles se détruisent et leurs détritus constituent le *sebum*. Ce sont donc des glandes holocrines qui subissent la fonte totale, et le sebum résulte en conséquence, comme nous l'avons expliqué, de la destruction des matières plastiques de la cellule à la condition n° 2.

Le sebum a une réaction alcaline ; liquide au moment de sa formation, il prend de la consistance dans les conduits excréteurs; il contient des graisses neutres, oléine et palmitine, des savons, un peu de cholestérine, un albuminoïde voisin de la caséine, des phosphates terreux, peu de chlorures et de phosphates alcalins.

La sécrétion lactée, spéciale aux mammifères, aurait dû trouver place dans le catabolisme fonctionnel, car le lait, qui en est le résultat, semble être un produit de l'activité des éléments glandulaires à la condition n° 1 et non pas un produit de destruction, malgré la grande analogie des glandes mammaires et des glandes sébacées, analogie qui nous a déterminé à placer ici l'étude de la sécrétion lactée.

Les glandes mammaires sont constituées par un épithélium à cellules polyédriques nucléées. D'après Partsch et Heidenhain, ces cellules, pendant la sécrétion du lait, se gonflent, les noyaux se divisent et des gouttelettes de graisses apparaissent dans le protoplasma, s'accumulent du côté de la lumière du cul-de-sac, et se détachent enfin en entraînant du protoplasma qui se dissout. Pendant cette fonte partielle, la partie

profonde de la cellule continue à s'accroître et régénère bientôt la cellule entière. Ces cellules sont donc mérocrines, et les produits qu'elles donnent sont des substances R, puisque, au cours du travail sécrétoire, elles augmentent sans cesse de masse plastique et divisent leurs noyaux. La sécrétion, dans ce cas, se fait à la condition n° 1 et est ainsi la conséquence immédiate de l'assimilation fonctionnelle.

La sécrétion du lait est précédée par celle du *colostrum*, qui dérive de l'activité de cellules qui grossissent et multiplient leurs noyaux. Le colostrum diffère d'abord beaucoup du lait, mais il s'en rapproche peu à peu, par sa constitution, comme le montre le tableau suivant[1] :

	3 JOURS avant TERME.	2 JOURS après LA NAISSANCE.	4 JOURS APRÈS.	LAIT NORMAL.
Eau	858,00	867,00	879,85	874,6
Caséine	»	21,82	35,33	9,8
Albumine	80,00	Traces.		
Beurre	30,00	48,63	42,97	47,5
Lactose	43,00	60,99	41,18	52,1
Sels minéraux	5,00	Indéterminés.	2,09	1,1

Le lait varie assez sensiblement de composition pendant la durée de la lactation : la caséine et le beurre augmentent jusqu'au deuxième mois et diminuent, le beurre à partir du troisième, la caséine à partir du dixième. Le sucre diminue dans le premier mois et augmente à partir du huitième. Enfin, les sels augmentent jusqu'au cinquième mois et diminuent ensuite progressivement.

Le plasma du lait renferme, outre le lactose, de la lécithine, de l'urée, de la créatine, de la sarcine (sulfocyanure de potassium dans le lait de vache), etc., et des gaz CO^2, Az et O. Voici,

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 921.

sur 100 de centres du lait de femme, les principales matières minérales qu'on y rencontre ; il est à remarquer que les sels de potasse sont plus abondants que les sels de soude, comme cela existe dans les globules du sang et dans les muscles. On y trouve, en outre, une proportion notable de phosphate de chaux nécessaire au développement des os de l'enfant[1].

Sel marin	10,73
Chlorure de potassium	26,33
Potasse	21,44
Chaux	18,78
Magnésie	0,87
Acide phosphorique	19,00
Phosphate de fer	0.21
Acide sulfurique	2,64
Silice	Traces.

Le lait a une densité de 1,026 à 1,035 ; il a une saveur douce et sucrée et une odeur particulière due probablement à des sécrétions cutanées des glandes mammaires. Sa couleur est blanc bleuâtre, quand il est relativement pauvre en beurre, et blanc jaunâtre dans le cas contraire ; la couleur varie du reste légèrement avec les espèces. Sa réaction est toujours alcaline chez la femme ; chez la vache, elle est tantôt alcaline, tantôt acide, tantôt amphotère ; elle est toujours acide chez les carnivores. Les globules butyreux qui baignent dans le plasma et qui donnent au lait sa couleur blanche sont composés de beurre entouré d'une mince pellicule de caséine.

Quelle est maintenant l'origine des principes essentiels du lait, beurre, caséine et lactose? Toutes ces matières résultent de l'activité fonctionnelle des cellules glandulaires, comme nous l'avons dit et comme le prouve, du reste, l'activité très grande de la circulation dans la mamelle, et la véritable hypertrophie que subit la glande pendant la lactation.

Voit croyait qu'une partie de la graisse du lait est apportée par la circulation. Cet apport, qui ne peut être d'ailleurs que

1. Landois, *op. cit.*, p. 415-416.

faible, étant donné la teneur du sang en graisse, ne se fait pas, en tout cas, sous forme de beurre, mais de la graisse spécifique de l'animal considéré. Il faut donc que cette graisse subisse dans la glande une élaboration spéciale. D'ailleurs, nous savons que le dédoublement des albuminoïdes peut donner des corps gras, et que la quantité de beurre augmente avec une alimentation azotée. Il en est probablement de même de la caséine, albuminoïde spécifique du lait, qui n'existe pas dans le sang. D'après Dahnhort, cette transformation se ferait dans le lait lui-même, grâce à la présence d'un ferment. Cet auteur a pu, en effet, en mettant en présence une glande mammaire fraîche, de l'albumine et du carbonate de soude, obtenir une substance analogue à la caséine. Mais d'où viendrait ce ferment? Peut-être du dédoublement de molécules albuminoïdes apportées par le sang. Quant au lactose, il semble, comme les recherches de Schutzenberger tendent à le prouver, qu'il se forme aux dépens du glucose. Mais nous ignorons le mécanisme de cette action synthétique déshydratante. L'innervation des glandes mammaires est mal connue ; il y a probablement des fibres nerveuses excito-sécrétrices et vasomotrices agissant simultanément. Quant aux rapports, cependant certains, entre la grossesse et la lactation, nous en ignorons complètement la nature.

Les sécrétions et les excrétions végétales sont encore trop mal connues, au point de vue physiologique, pour nous arrêter longtemps. En raison même de la fixité relative des produits, il est d'ailleurs difficile de les distinguer les unes des autres et des substances R du catabolisme fonctionnel, dont nous avons déjà parlé (p. 411). Toutefois, les organes diffèrent. Dans les poils glanduleux (*Pogostemon patchouli*) ou dans les cellules glandulaires du tissu en palissade (*Sassafras officinalis*), les cellules sécrétrices accumulent dans leur intérieur les produits d'élimination et se mortifient plus ou moins rapidement. Dans les nodules sécréteurs (feuilles de l'oranger), c'est une lacune qui se remplit des produits d'élimination sécrétés par les cellules périphériques ; chez les conifères, ces nodules s'allongent

en canaux sécréteurs, qui recueillent les résines. Il semble, dans ce cas, que ces matériaux soient le produit de l'activité des cellules environnantes à la condition n° 1. Enfin, dans les vaisseaux sécréteurs, les cellules sécrétrices s'allongent, résorbent leurs parois transversales et s'anastomosent plus ou moins (*Asclepias*). Quand les produits sécrétés sont à l'état d'émulsion, de *latex*, les organes prennent le nom de *laticifères* (pavot); mais, en aucun cas, ces produits ne s'épanchent au dehors. Néanmoins, on observe, chez quelques familles végétales, des glandes complexes, logées dans les tissus, et qui possèdent un orifice extérieur par lequel s'écoulent des substances dont la plante se débarrasse et qui jouent généralement un rôle défensif. Quant à la nature de ces divers produits, huiles essentielles, résines, baumes, latex, gommes, parfums, cires, mucilages, alcaloïdes, raphides, cystolithes, etc., nous en avons déjà parlé au chapitre III, et en traitant du catabolisme fonctionnel.

4° Dégénération.

La dégénération est la conséquence, pour les plastides, de la condition n° 2, condition à laquelle, nous le savons, la synthèse assimilatrice des matières plastiques ne se faisant pas, ces matières plastiques se détruisent, plus ou moins lentement, par oxydation, diffusion, etc. Par conséquent, toutes les fois que, pour une cause quelconque (défaut de substance Q, accumulation de substances R, intoxication, lésions, conditions dynamiques défavorables, etc.), l'assimilation fonctionnelle devient impossible, le plastide dégénère et se détruit, mais la destruction n'est définitive que si l'une quelconque des matières plastiques a disparu par combinaison nouvelle et si, par conséquent, la synthèse assimilatrice de cette substance se trouve impossible, même quand toutes les conditions favorables sont réalisées. Dans le cas contraire, quand aucune matière plastique n'a été totalement détruite durant la condition n° 2 ou le repos, le retour de la condition n° 1 est accompagné

de la synthèse assimilatrice, comme le prouvent notamment les phénomènes d'enkystement et de sporulation et la germination des graines, et le fonctionnement intermittent, discontinu, des plastides incomplets (nerfs, muscles, glandes, etc.), qui se détruisent partiellement, en donnant de la graisse, pendant leur période de repos, éliminent cette graisse et augmentent de masse vivante pendant la période d'activité.

La dégénération aboutit donc à la mort, c'est-à-dire au remplacement, par combinaison nouvelle, des matières plastiques, par d'autres matières qui ne jouissent pas des mêmes propriétés chimiques, Un plastide *mort* est donc chimiquement différent d'un plastide *vivant;* il ne se comporte pas de la même façon vis-à-vis des mêmes réactifs, et n'en présente la pseudomorphose que pendant un temps limité ; il conviendrait, en conséquence, de lui donner un nom différent.

Les expériences de mérotomie indiquent le mécanisme de cette dégénération. Tout d'abord le mérozoïte ne diffère nullement en apparence du plastide nucléé dont il a été séparé; même il peut accomplir, si les particules alimentaires sont très petites, une digestion plus ou moins complète dans sa vacuole. Mais si le mérozoïte est très petit ou si les particules alimentaires sont trop grosses, la digestion intracellulaire peut commencer, mais ne s'achève pas, parce que l'acide, ne se renouvelant pas par synthèse, est rapidement épuisé par le drainage de la diffusion vers la vacuole. Puis les modifications s'accentuent; les contours changent, la tension superficielle augmente, et enfin le réseau protoplasmique tend à se séparer en petites guttules; comme, pendant le même temps, les conditions extérieures n'ont pas changé, il faut en conclure que c'est le mérozoïte qui a changé de nature chimique. Si donc, au début, nous avions en face de nous du protoplasma de gromie, par exemple, maintenant ce n'est plus sûrement du protoplasma de gromie, puisque la matière ne présente plus aucune des propriétés caractéristiques de ce protoplasma.

Chez les plastides animaux, la dégénération change les albuminoïdes spécifiques en matières complexes (chap. III) et

notamment en graisses; c'est pourquoi le muscle au repos engraisse; c'est pourquoi, dans l'atrophie musculaire, les fibres sont infiltrées de graisse; c'est pourquoi les cellules du tissu adipeux et les glandes sébacées se chargent de graisse. Mais la dégénération donne naissance à beaucoup d'autres produits, que nous avons précédemment étudiés, et qui sont en partie solubles et éliminés. Dans la *dégénérescence amyloïde*, ce n'est plus de la graisse qui apparaît dans le muscle, c'est une matière blanchâtre, à éclat cireux, qui semble plutôt se rapprocher des hydrates de carbone. Dans les nerfs, la dégénération commence par une altération de la myéline qui se fragmente en gouttelettes, en même temps que le cylindraxe se divise en grumeaux. Les graisses phosphorées ainsi produites paraissent, dans certains cas, être utilisées par les cellules de la gaine de Schwann. Certaines intoxications amènemt également la dégénérescence graisseuse des tissus; on sait enfin que les cadavres, à la première période de décomposition, donnent en particulier une graisse, l'adipocire.

La dégénération des mérozoïtes privés de noyau explique beaucoup des expériences que Waller a été le premier à instituer (dégénérescence wallérienne). En effet, l'élément nerveux, le *neurone*, est un élément dont le prolongement cylindraxile peut atteindre une dimension considérable. Par rapport à ce prolongement, le corps cellulaire — autrefois désigné sous le nom de *cellule nerveuse* — joue le rôle de centre trophique, puisqu'il renferme le noyau, sans lequel, nous le savons, la synthèse assimilatrice ne peut avoir lieu. Sectionner un nerf, c'est donc faire une mérotomie; il n'y a par conséquent rien d'étonnant à ce que la partie périphérique du nerf, c'est-à-dire celle qui se trouve séparée du centre trophique, du corps cellulaire, dégénère. Naturellement, le sens de cette dégénération dépend de la situation du centre trophique. Ainsi quand on sectionne les nerfs rachidiens antérieurs, le bout périphérique dégénère toujours, tandis que si l'on sectionne la racine postérieure entre la moelle et le ganglion spinal, le bout périphérique demeure intact, tandis que la partie médullaire dégénère. Cela tient à

ce que les centres trophiques des nerfs antérieurs sont dans la moelle (corne antérieure), tandis que ceux des nerfs postérieurs sont dans le ganglion. On constate les mêmes phénomènes, quand on sectionne l'axe nerveux; toujours les parties détachées du centre trophique dégénèrent, tandis que les parties restées en connexion avec le corps cellulaire demeurent inaltérées. Cette méthode des dégénérescences est employée avec succès pour fixer le trajet de certains nerfs.

Mais il ne faut pas oublier que les éléments nerveux sont des plastides incomplets, que complètent les divers autres éléments histologiques (musculaires, glandulaires, etc.) avec lesquels ils sont en relation. Il est donc naturel que la section d'un nerf détermine la dégénérescence des éléments qu'il innerve. Ainsi la section d'un nerf antérieur (moteur) est suivie de l'atrophie des muscles auxquels il envoie des filets nerveux ; de même l'altération des cellules nerveuses des cornes antérieures (motrices) de la moelle produit la dégénération, non seulement du filet nerveux qui représente le prolongement cylindraxile de ces cellules, mais aussi des muscles auxquels aboutissent ces prolongements. De même encore, la section de la corde du tympan, qui innerve les glandes sous-maxillaires, détermine une sécrétion paralytique, bientôt suivie de la dégénération de la glande.

S'il en est ainsi, si l'élément nerveux et l'élément périphérique (muscle, glande, etc.) constituent, par leur connexion, un plastide complet, la destruction de l'élément périphérique doit amener la dégénération de l'élément nerveux, comme celle de l'élément nerveux la dégénération de l'élément périphérique. C'est ce que l'on constate en effet. L'amputation d'un membre, par exemple, détermine la dégénération de la partie correspondante de la moelle, comme l'a vérifié Gudden, et l'anophthalmie congénitale ou la perte totale de l'œil, celle des fibres optiques, ce qui a permis à Panizza d'indiquer le trajet de ces fibres et leur terminaison dans le lobe occipital.

Toutefois il faut ici faire une observation. Si l'on sectionne un nerf, la partie séparée du centre trophique dégénère, comme

nous l'avons dit, mais la partie restée en connexion avec ce centre trophique tend au contraire à régénérer la partie détruite. Comment cela peut-il se faire si l'élément nerveux est un plastide incomplet, qui a besoin, pour que l'assimilation fonctionnelle (condition n° 1) ait lieu, de rester en connexion avec son élément complémentaire (muscle, glande, etc.) ? Il faut d'abord observer que cette tendance à la régénération est temporaire, car, au bout d'un certain temps, l'élément nerveux dégénère à son tour, s'il n'est pas parvenu à rétablir ses connexions périphériques. En second lieu il est probable, comme le remarque Le Dantec[1], que l'allongement du cylindraxe est un phénomène indépendant de l'assimilation et vraisemblablement dû à une action chimiotropique (cf. plus loin, chap. X). Enfin les connexions qui existent entre tous les neurones — connexions qui font qu'un neurone sensitif central ou moteur central est un plastide incomplet tout en n'étant en relation qu'avec d'autres neurones, mais ayant besoin de ces relations pour fonctionner — semblent indiquer que l'élément nerveux est un plastide moins incomplet que l'élément musculaire, par exemple, et que, par conséquent, il offre une plus grande résistance à la dégénération.

En résumé, toutes les conditions autres que la condition de la vie élémentaire manifestée amènent la dégénération partielle ou totale des plastides ; dans ce dernier cas, la dégénération conduit à la mort, c'est-à-dire à la perte des propriétés et au changement chimique du plastide. A son tour, ce changement chimique se traduit, chez les plastides animaux, par la production, aux dépens des matières plastiques, de substances diverses, parmi lesquelles il faut mentionner les graisses (dégénérescence graisseuse).

Chez les plastides végétaux, la dégénération ne semble pas aboutir aux mêmes produits. Cette dégénération d'ailleurs est due, la plupart du temps, soit à l'épaississement des parois, à leur lignification ou à leur subérification, qui ralentit ou empêche

1. *Op. cit.*, p. 228.

les échanges, soit au refoulement des cellules dans les parties des tissus où les sucs nourriciers n'arrivent que peu ou pas. La dégénération reconnaît donc pour cause et des phénomènes de vieillesse (accumulation de substances R non éliminables), et l'insuffisance ou le défaut de substances Q. C'est ainsi que la dégénérescence des tissus du liège semble se produire, dans la tige comme dans la racine, par asphyxie contre laquelle les lenticelles protègent au contraire le philloderme. L'accumulation de substances R éliminables et l'intoxication (en dehors des conditions expérimentales) paraissent agir beaucoup plus rarement, au moins chez les végétaux multicellulaires, car chez les protophytes et surtout chez les bactéries et les levures, ces circonstances sont au contraire très actives, et amènent rapidement la condition n° 2, puis la dégénération totale au bout d'un temps plus ou moins long, si ces circonstances ne changent pas.

La dégénération se manifeste par la production d'un liquide ou suc cellulaire, qui manque ou est très peu abondant dans les jeunes cellules, mais augmente de plus en plus en refoulant le protoplasma et le noyau contre la paroi à mesure que la cellule vieillit, jusqu'à ce qu'enfin il finisse par remplacer complètement le protoplasma. Ce processus dégénératif se constate particulièrement bien dans les végétaux à structure continue, comme la vauchérie. Dans les cellules jeunes, le suc des hydroleucites renferme un grand nombre de substances (albumine, asparagine, alcaloïdes, acides organiques, diastases, glucose, saccharose, tannin, matières colorantes, sels minéraux) en dissolution, dont quelques-unes peuvent ultérieurement se précipiter, mais à mesure que les hydroleucites, d'abord tout petits, grossissent et se fusionnent jusqu'à ne former qu'un seul hydroleucite, qui occupe toute la cellule, le liquide paraît se modifier et perdre la plupart des substances qu'il tenait primitivement en solution. Dans les cellules mortifiées, il n'est guère formé que d'eau avec un peu de sucre et de matières minérales et, dans certains cas, des traces seulement de matières azotées. Il est donc probable que, par dégénération com-

plète, le plastide végétal se dissout et donne en général, non des graisses en abondance comme le plastide animal, mais des matières solubles qui probablement diffusent et sont utilisées ailleurs.

A la dégénération se rattachent les phénomènes d'*histolyse*, qui dérivent des mêmes causes (condition n° 2), mais qui ont une signification différente chez les animaux, car ils apparaissent au cours des métamorphoses, sont suivis d'histogenèse et aboutissent à la formation d'un être nouveau différent quant à la forme, à l'agencement des tissus et à la différenciation des organes. D'après Kowalewsky et Viallanes, les tissus de la nymphe, chez un insecte, par exemple, subissent, au moment où elle va se transformer en insecte parfait (*imago*), une dégénérescence qui paraît porter sur tous les éléments plastides incomplets, mais laisse subsister les éléments plastides complets (cellules dites *à caractères embryonnaires*) et les leucocytes. C'est au détriment des réserves graisseuses, que cette dégénération produit, que les cellules embryonnaires se nourrissent et édifient les tissus de l'être nouveau, en partant de certaines dispositions (*disques imaginaux* des insectes) d'après lesquelles se reforment les organes. Les leucocytes paraissent également intervenir dans l'histolyse, en attaquant et en digérant les tissus en voie de dégénérescence — c'est pourquoi Roule désigne l'histolyse sous le nom de *phagocytose normale* [1] — et, dans l'histogenèse, en restituant aux cellules actives les matériaux nutritifs ainsi accumulés. Cette action des leucocytes n'est cependant ni constante ni nécessaire, et il semble qu'ils n'interviennent que lorsque la métamorphose doit être très rapide, comme c'est le cas pour les pupes de muscides.

Quant à la cause de l'histolyse, elle est des plus obscures. D'après Bataillon [2], l'histolyse de la queue, chez les batraciens anoures, est due à une asphyxie par accumulation de CO^2 dans

1. *Revue générale des sciences*, 1895, p. 586 et suiv.

2. *Recherches sur les métamorphoses des batraciens anoures* (thèse de Paris, 1891).

le sang ; comme l'irrigation sanguine est moins facile dans la queue, cette asphyxie détermine la dégénérescence de cet organe, en même temps que l'abondance de CO^2 excite la diapédèse. Il en serait de même, suivant Delage [1], chez les insectes, où une asphyxie relative, causée par une modification dans la circulation, produit la dégénération et la destruction histolytique des tissus. Mais ces explications sont incertaines, car il resterait à se demander pourquoi l'atrophie de la valvule nasale (qui entraîne l'accumulation de CO^2) a lieu chez les têtards de grenouille, la modification de la circulation chez les insectes, et pourquoi l'histolyse, qui aboutit chez ces animaux à un être plus parfait, aboutit, chez les ascidies, à une régression accusée.

5° Physiologie de la mort.

Si l'on a bien saisi l'enchaînement des phénomènes métaboliques, la signification du phénomène que nous appelons *mort* est évidente et précise, abstraction faite des causes qui peuvent la déterminer. En effet, un être quelconque, placé dans les conditions favorables (condition n° 1), manifeste des propriétés caractéristiques qui n'apparaissent plus dans toute autre condition (condition n° 2). Si un être identique, placé dans les mêmes conditions favorables, ne manifeste pas les propriétés caractéristiques que nous lui connaissons, nous disons qu'il est mort. Mais l'être qui tout à l'heure manifestait ces propriétés peut, au bout d'un certain temps, et sans que les conditions favorables aient changé, cesser de les manifester; nous disons également qu'il est mort. Or, dans ce cas, puisque le milieu et les conditions favorables qu'il réalise n'ont pas varié, puisque, dans ce milieu invariable, les substances plastiques de l'être cessent de donner les mêmes réactions, ce sont ces matières plastiques qui ont changé. La mort est donc un changement chimique, une combinaison nouvelle, telle que

1. *Op. cit.*, p. 311, note.

les composés qui résultent de cette combinaison ne donnent plus les réactions caractéristiques des matières plastiques. Des plastides *morts* ne sont pas la même chose que des plastides *vivants* ; ce ne sont pas des plastides auxquels il manque seulement la *vie;* ce sont des choses différentes, absolument comme le sulfate de soude est différent du chlorure de sodium. Et quand on dit que tel plastide est un plastide mort, c'est comme si l'on disait que le sulfate de soude est du chlorure de sodium mort. Mais comme, au début de l'établissement du changement chimique que nous appelons *mort*, les apparences sont très peu altérées, il faut admettre qu'il y apseudomorphose (Le Dantec), autrement dit que le cadavre rappelle la forme du corps vivant, sans présenter cependant aucune des propriétés qui le caractérisaient.

La définition précédente ne s'applique qu'aux plastides isolés, qui ont manifesté la vie élémentaire ; c'est donc la définition de la *mort élémentaire* seulement, car la *mort* correspondant à la *vie* des êtres polyplastidaires est un phénomène plus complexe. Chez ces êtres, en effet, la vie résulte non seulement de la vie élémentaire manifestée de chacun des plastides qui les composent, mais encore de la synergie et de la réaction réciproque de tous ces plastides. La mort peut donc survenir par rupture de cette synergie, sans que les plastides constituants cessent d'être à la condition nº 1, et, par suite, ces plastides peuvent continuer à vivre un certain temps, alors que l'organisme est mort, c'est-à-dire que certaines de ses fonctions synergétiques essentielles sont abolies. Il importe donc de distinguer, comme le fait Le Dantec, la *mort élémentaire* de la *mort*, puisqu'elles sont différentes quant à leurs causes et quant aux phénomènes qu'elles présentent.

A. *Mort des plastides isolés.* — La mort du plastide est une destruction chimique; elle résulte, au bout d'un temps plus ou moins long, de toutes les réactions qu'il subit en dehors des conditions de sa vie élémentaire manifestée.

En quoi consiste cette destruction, ou plutôt quel en est le phénomène chimique essentiel et initial? On ne sait au juste.

Nous avons indiqué (p. 37) la théorie de Pflüger, qui croit que la mort consiste dans le passage du groupement CAz H, essentiel à l'albumine vivante, au groupement ammoniacal. D'après Löw et Bokorny, le protoplasma n'est vivant que quand il contient des aldéhydes, et la disparition de ces aldéhydes du protoplasma sous certaines influences, qu'il resterait du reste à déterminer avec précision, constitue le phénomène essentiel de la mort. Cette induction est tirée de ce fait que les aldéhydes ont, sur le nitrate d'argent, une action réductrice supérieure à celle de toute autre substance pouvant se trouver dans le protoplasma. Ils réduisent même les solutions à 1 cent-millième. Or, le protoplasma vivant réduit cette solution, tandis que, tué par un moyen quelconque, il ne la réduit plus. D'après les auteurs précités, les matières plastiques du protoplasma sont très instables, et les divers groupements chimiques qui les forment passent incessamment de l'une à l'autre, produisant ainsi une sorte de *vibration continuelle*. Ce phénomène est comparable à ce qui se passerait dans un aldéhyde, si, par le déplacement de H, le composé prenait les formes :

$$R-C\begin{smallmatrix}\nearrow\!\!\!\nearrow O\\ \searrow H\end{smallmatrix} \qquad R-C\begin{smallmatrix}\nearrow O-H\\ \searrow\!\!\!\searrow\end{smallmatrix}$$

et ainsi de suite[1].

Nous avons indiqué déjà que le fait, pour un plastide, d'être à la condition n° 2, n'entraîne la mort élémentaire que si le changement chimique de ses matières plastiques est total, autrement dit, si l'une des matières plastiques nécessaires à la vie élémentaire est entièrement détruite. La destruction peut être extrêmement lente, comme cela se voit chez les spores et les graines (vie latente), mais elle peut être aussi très rapide. Tel est le cas des plastides empoisonnés. La mort, c'est-à-dire le changement chimique qui résulte de cette intoxication, consiste alors probablement en une combinaison du poison avec une ou plusieurs des substances plastiques. Il peut arriver

1. Delage, *op. cit.*, p. 301 et note.

que cette combinaison ne soit pas stable, se dissocie facilement, et que le poison s'élimine naturellement et peu à peu dans le milieu ambiant. En une telle occurrence, la mort n'est pas définitive, et la combinaison se détruisant sans entraîner dans les matières plastiques des modifications concomitantes, ces matières plastiques récupèrent, à mesure que la combinaison se dissocie, leurs propriétés caractéristiques et sont bientôt capables de manifester la vie élémentaire. C'est ainsi qu'agissent les *anesthésiques* (chloroforme, éther, etc.), qui contractent avec les matières plastiques une combinaison instable ; tant que dure cette combinaison, le plastide n'est pas un plastide, puisque, dans les conditions favorables, il ne donne pas les réactions caractéristiques de son espèce [1]. Mais cette combinaison néanmoins n'empêche pas les réactions autres que celles propres aux matières plastiques : oxydations, dédoublements, etc. C'est pourquoi Cl. Bernard considérait, avec raison, l'anesthésique comme le réactif de la matière vivante.

Un point très digne de remarque, c'est que, pour les plastides isolés, la mort élémentaire ne paraît jamais être la conséquence ou l'aboutissement de la vie élémentaire ; en d'autres termes, la mort élémentaire étant le résultat de conditions autres que celles de la vie élémentaire manifestée, si le milieu ne varie pas, si la condition n° 1 demeure, le plastide peut continuer indéfiniment à assimiler et à se diviser, c'est-à-dire à vivre, et il n'y a aucune raison pour qu'il en soit autrement, puisque l'accumulation des substances R non éliminables, qui seule pourrait entraver le fonctionnement, est étroitement limitée par la dimension d'équilibre du plastide dans le milieu où il évolue. Mais ce n'est là qu'une conclusion théorique. Les faits de sénescence, comme ceux que Maupas a signalés chez les infusoires, tendent à prouver que, chez certains plastides, les bipartitions répétées entraînent la disparition de matières plastiques nécessaires aux réactions de la vie élémentaire. La

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 129.

mort, dans ce cas, ou tout au moins la condition n° 2, qui n'en est que le prélude si les matières disparues ne sont pas restituées par la conjugaison, serait la conséquence de la vie élémentaire manifestée. Peut-être d'autres plastides isolés présentent-ils ces phénomènes, à des intervalles plus ou moins éloignés. Peut-être encore les ciliés, dont le protoplasma est si différencié, ne traduisent-ils ainsi qu'un acheminement vers la mort des êtres complexes, qui est toujours, quand des accidents ne la provoquent pas par eux-mêmes, le résultat fatal de la vie.

B. *Mort des organismes complexes.* — En effet, les substances R non éliminables, dont nous connaissons l'origine et la signification précise, résultent du fonctionnement même des plastides ; elles se produisent parce qu'elles unissent et agrègent en colonies les plastides issus des bipartitions d'un seul plastide primitif et fournissent à ceux qui n'en forment qu'une petite quantité, aux tissus mous, des points d'appui, des organes de protection et de défense. Mais, prenant naissance à la condition n° 1, n'étant pas éliminables, puisqu'elles sont résistantes et insolubles dans le milieu pour remplir leur rôle de soutien et de protection, elles s'accumulent nécessairement par le fonctionnement et déterminent à la longue tous ces phénomènes de vieillesse que nous avons précédemment décrits (p. 412 et suiv.). Il arrive donc un moment où, par suite d'ossification ou de minéralisation, d'athérome, d'ankylose et d'atrophie consécutive, etc., le fonctionnement des organes se ralentit et s'arrête, amenant la dégénérescence et la mort des tissus. La mort de l'organisme, la *mort totale*, est ici le résultat inéluctable de la vie, puisque c'est l'assimilation fonctionnelle qui entraîne la production de ces substances R non éliminables, dont l'accumulation empêche peu à peu les réactions des matières plastiques et fait passer les plastides à la condition n° 2.

Le rôle que joue, dans l'établissement de la *mort naturelle*, l'activité des cellules a été entrevu par Lendl, qui y a cherché l'explication de la mortalité du soma (corps) et de l'immortalité

du germe, admises théoriquement par Weismann. Seulement, il désigne sous le nom de *ballast* les substances qui résultent de la vie des cellules, mais ne font pas partie de leurs matières plastiques. Toute cellule qui, au moment de la bipartition qui lui donne naissance, ne reçoit pas de ballast est apte à vivre indéfiniment si les conditions favorables sont réalisées ; au contraire, toute cellule qui reçoit du ballast est destinée fatalement à mourir. Le corps meurt donc parce que les cellules somatiques contiennent du ballast. Le germe ne meurt pas (dans l'hypothèse de Weismann), parce qu'il n'en contient pas[1]. Resterait à savoir pourquoi certaines cellules accumulent le ballast ou s'en débarrassent et les autres pas. Lendl ne nous dit pas grand'chose à cet égard, et il faut faire intervenir l'interprétation de Le Dantec, qui, laissant de côté l'hypothèse aventureuse de Weismann, montre le sens qu'il convient d'attribuer au ballast et indique les conditions de sa formation.

Mais la mort naturelle (par accumulation des substances R non éliminables) est très rare, car, au cours de la vie et surtout pendant la vieillesse, l'organisme est sans cesse exposé à des accidents qui, troublant les rapports réciproques des éléments histologiques ou rompant leur synergie, conduisent rapidement à la mort. La mort, dans ce cas, est *accidentelle;* elle ne provient pas fatalement de l'activité vitale ; elle est le résultat d'actions extérieures dont le contre-coup se fait plus ou moins rapidement sentir. Mais pour comprendre le mécanisme de la mort accidentelle, il est nécessaire de définir la *vie* des organismes complexes et particulièrement celle des animaux supérieurs.

La vie résulte de deux conditions : 1° vie élémentaire manifestée des plastides qui constituent l'organisme, telle que, d'une part, le repos permette l'élimination des substances R éliminables produites pendant l'activité, et, d'autre part, la condition n° 1 succède assez rapidement à la condition n° 2 pour

1. Delage, *op. cit.*, p. 350-354.

que les plastides ne puissent dégénérer complètement; — 2° coordination du fonctionnement et synergie des plastides, telles que la modification de l'un ait un retentissement rapide dans beaucoup d'autres et puisse déterminer une réaction d'ensemble en rapport avec la nature et l'intensité de cette modification. Or, le milieu intérieur, qui apporte les substances Q et emportent les substances R, satisfait à la première condition, la continuité nerveuse (c'est-à-dire conduction possible d'un bout à l'autre du système) à la seconde. Par conséquent, toute cause qui troublera profondément l'une ou l'autre de ces conditions déterminera la mort accidentelle. La mort accidentelle peut donc arriver par modification du milieu intérieur ou par discontinuité nerveuse définitive [1].

Remarquons, toutefois, que la continuité nerveuse correspond normalement à l'unité psychologique, à l'intégrité et à la persistance du *moi*. C'est elle, en conséquence, qui définit l'individualité beaucoup mieux que le milieu intérieur (puisque des parasites peuvent y vivre) ou la communauté d'origine (puisque les leucocytes et les cellules sexuelles sont en dehors de l'individualité). Il en résulte que, le système nerveux réglant et coordonnant le fonctionnement de la plupart des éléments cellulaires et puisant dans le milieu intérieur les substances Q dont il a besoin, y rejetant les substances R produites par son activité, toute variation du milieu intérieur tend à troubler la continuité nerveuse, comme tout trouble de la continuité nerveuse à modifier le milieu intérieur. Par suite, à quelque cause que soit due la mort, la discontinuité nerveuse intervient toujours; en raison de son rôle dans l'établissement de l'individualité physiologique, c'est elle qui précise le moment de cette mort, à laquelle succède plus ou moins vite la mort élémentaire des plastides, qui sont des éléments différenciés étroitement adaptés à des conditions d'existence très spéciales. Aussi la mort par discontinuité nerveuse *primitive* est-elle beaucoup

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 263-266. — Cf. aussi *la Vie et la Mort* (*Revue philosophique*, 1896).

plus rapide que la mort par discontinuité nerveuse *secondaire* à une variation du milieu [1].

La mort par le milieu intérieur peut arriver par épuisement et défaut des substances Q (inanition), par accumulation des substances R éliminables (auto-intoxication, urémie, asphyxie, etc.), par pénétration d'éléments étrangers (empoisonnements, maladies virulentes). Dans tous les cas, l'organisme réagit, et si des éléments essentiels n'ont pas été détruits, la coordination peut se rétablir et la guérison survient. C'est ainsi que les anesthésiques et les poisons sont emmagasinés dans des organes spéciaux et modifiés ou éliminés peu à peu par les émonctoires naturels; c'est ainsi que les antitoxines du sérum annihilent l'effet des toxines microbiennes, tandis que les leucocytes, sous une influence chimiotactique positive, englobent et détruisent les bactéries pathogènes.

La mort par discontinuité nerveuse peut arriver par lésion directe (traumatismes) ou par lésion indirecte (apoplexie, rage, certaines conditions physiques défavorables). Dans le premier cas, la lésion directe entraîne la suppression de fonctions nécessaires à la coordination générale et fait, par suite, varier le milieu intérieur. C'est ainsi que la piqûre du bulbe amène l'arrêt des mouvements respiratoires et la mort par asphyxie. Dans le second cas, la lésion indirecte, qui détruit des éléments essentiels à la coordination générale, est déterminée par une variation du milieu intérieur. C'est ainsi que certains éléments cérébraux sont détruits par l'épanchement sanguin, provenant de la rupture d'un vaisseau, qui modifie la composition du milieu dans lequel ils vivent. C'est ainsi que, dans la mort par hyperthermie, la lésion du bulbe est provoquée par des poisons qui intoxiquent ses éléments, etc. Mais il faut remarquer que, si la discontinuité se produit (et elle peut se produire en vertu de la mobilité des prolongements des neurones) sans qu'il y ait destruction définitive d'éléments essentiels à la

1. Cf. Brouardel, *la Mort et la Mort subite*. — S. Icard, *les Caractères de la mort* (Alcan, 1896).

synergie, la mort ne survient pas et la coordination reprend. C'est ainsi que le sommeil est une discontinuité nerveuse momentanée déterminée par l'accumulation de substances R éliminables.

En résumé, la mort provient fondamentalement de la destruction, par une cause ou par une autre, d'éléments nécessaires à la coordination générale. Comme cette coordination d'ensemble détermine l'individualité physiologique et psychique, la mort détruit cette individualité, sans entraîner la mort élémentaire immédiate de tous les plastides qui la constituaient. Il en résulte que le cadavre demeure pendant quelque temps, la pseudomorphose, l'image apparente de l'être vivant, alors qu'il ne jouit plus d'aucune des propriétés d'ensemble qui le caractérisaient. Mais cette apparence est transitoire si les conditions sont telles (humidité, oxygène, température) que les produits immédiats de la destruction des matières plastiques puissent satisfaire leurs affinités chimiques. Le cadavre se résout alors en combinaisons plus simples qui, dans le cycle biogénétique, deviennent substances Q pour certains plastides et peuvent ainsi de nouveau participer aux réactions de la matière vivante.

LIVRE IV

SYNERGIE.

CHAPITRE X.

BIODYNAMIQUE.

Les phénomènes que nous venons d'examiner constituent le domaine propre de la physiologie générale, en ce sens qu'ils sont communs à tous les plastides et à tous les organismes, uni- ou pluricellulaires, et dérivent de la seule propriété essentielle et distinctive de la matière vivante, la synthèse assimilatrice dans des conditions définies pour chaque espèce de plastide. Néanmoins, si nous terminions ici ce livre, l'idée qu'on peut se faire de la vie serait forcément incomplète. En effet, au cours des pages précédentes, en étudiant le mécanisme de la synthèse assimilatrice, ses conditions (milieux, respiration, digestion, absorption, circulation) et ses conséquences (croissance, reproduction, catabolisme fonctionnel, mort), nous avons vu que si tous les phénomènes de même ordre ont, à quelque organisme que l'on s'adresse, la même signification fondamentale, il s'en faut de beaucoup qu'ils se présentent partout sous le même aspect et s'accomplissent de la même manière, car, chez les êtres complexes et surtout chez les animaux supérieurs, la coordination d'ensemble, la synergie qui résulte de l'assimilation des plastides entraîne l'apparition de fonctions et de réactions fonctionnelles qui n'existent pas chez les monoplastidaires, de telle sorte qu'une même influence se traduit tout autrement chez un chien que chez un protozoaire. Il est donc nécessaire, pour arriver à comprendre cette différence dans les phénomènes consécutifs

à une même action, de rechercher d'où provient et en quoi consiste cette synergie. C'est à l'examen de ces questions que sont consacrées les pages suivantes.

1° Mouvement et irritabilité.

La synergie résulte de l'irritabilité. Cl. Bernard définit l'irritabilité : « la propriété que possède tout protoplasma d'être mis en activité et de réagir d'une certaine manière sous l'influence des excitants extérieurs. » Mais cette définition a besoin d'être précisée. En effet, l'irritabilité est une propriété des matières vivantes, mais elle n'appartient pas qu'à elles seules ; un ressort *réagit* sous le choc; un mélange d'hydrogène et de chlore *réagit* sous l'influence des rayons solaires ; un explosif *réagit* d'une manière souvent très disproportionnée avec la cause qui l'actionne, etc. Toutefois, il y a une grande différence, à cet égard, entre la matière inerte et la matière vivante. Les réactions de la première sont brusques et définitives ; celles de la seconde, lentes et indéfiniment renouvelables à la condition n° 1.

Un exemple va nous faire comprendre.

Un mélange de chlore et d'hydrogène, exposé aux rayons du soleil, détonne et donne HCl. La réaction est brusque, car chaque atome de H se combine instantanément à un atome de Cl; elle est définitive, parce que HCl, exposé à la même influence, ne fournit plus la même réaction, quelles que soient les quantités de H et de Cl mises tout d'abord en présence. Prenons maintenant un muscle en place que nous excitons par un courant électrique. Ce muscle se contracte, mais entre le moment où nous fermons le circuit et le moment où la contraction commence, il s'écoule un certain temps (temps perdu), plus ou moins long, suivant la nature du muscle et son état, suivant aussi l'espèce à laquelle il est emprunté. La réaction n'est donc pas instantanée. Quand la décontraction est complètement terminée, lançons une nouvelle excitation ; le muscle se contracte de nouveau et ainsi de suite. La réaction n'est

donc pas définitive, comme avec H et Cl, puisque, exposé à la même influence, le muscle réagit de la même manière.

Pour interpréter la différence des réactions de la matière brute et de la matière vivante, il convient d'établir d'abord que l'excitation est toujours *extérieure*, n'est jamais spontanée, et, en second lieu, qu'elle intéresse seulement la périphérie de l'élément excité. Dans ce but, nous allons examiner les phénomènes de mouvement chez les plastides isolés, étude d'autant plus concluante que ces phénomènes semblent en apparence spontanés ou *volontaires*.

A. *Mouvements des plastides isolés.* — Hæckel, Engelmann, Luciani et d'autres auteurs accordent aux plastides isolés une spontanéité calquée, pour ainsi dire, sur celle dont nous semblons nous-mêmes jouir. Sans nous arrêter sur le fait que le fonctionnement des êtres complexes n'est pas comparable à celui des plastides, il convient de remarquer que les observations qui ont conduit les auteurs à la conclusion précédente, sont manifestement incomplètes. On est porté à croire, en effet, à la spontanéité d'un plastide qui se meut dans l'eau, parce que, au cours de l'observation, ni le plastide, ni l'eau ne paraissent subir de modifications. Or, il n'en est rien, car le plastide respire, assimile, élimine des substances R, se modifie lui-même et modifie le milieu, comme le prouve, au reste, l'analyse chimique de ce milieu. Les phénomènes de chimiotaxie nous l'ont montré déjà (page 155 et suivantes), le plastide se déplace, est attiré par certaines substances, non point parce que ces substances lui plaisent (il en est qui sont mortelles pour lui), mais parce que la modification chimique qu'elles déterminent altère sa forme d'équilibre et par conséquent tend à le faire mouvoir dans un sens déterminé. Les expériences de Cohn sur des ovoïdes de carbonate de chaux, recouverts de vernis, sauf à leur petite extrémité, et plongés dans de l'eau acidulée, prouvent, d'autre part, que le déplacement est dû à une cause purement physique. Nous devons donc en conclure que les mouvements du plastide ne sont point spontanés, mais trouvent leur explication dans les réactions

qui s'accomplissent entre ses propres substances et celles du milieu.

En effet, l'eau contient en dissolution une substance avec laquelle le plastide entre en réaction : c'est l'oxygène. Seulement, tandis que pour un corps brut ou un mérozoïte sans noyau, la réaction est limitée et définitive, parce que la quantité de matière oxydable est restreinte, chez le plastide à la condition n° 1, la réaction est indéfiniment renouvelable, parce que, en vertu de la synthèse assimilatrice, la matière oxydable se refait au fur et à mesure qu'elle est détruite. D'où la spontanéité apparente que certains auteurs accordent aux plastides en état de vie élémentaire. D'ailleurs, Verworn est parvenu à arrêter les mouvements de certains protozoaires en supprimant l'oxygène, mouvements qui ont ensuite repris quand l'oxygène a été restitué à ces petits organismes.

Les recherches de Verworn, de Strasburger, d'Engelmann, de Brandt, etc., ont établi que les agents chimiques ne sont pas seuls à déterminer le déplacement des plastides isolés; les agents physiques, chaleur, lumière, etc., ont des actions semblables, et, comme pour les agents chimiques et pour les mêmes raisons, leurs effets peuvent être positifs ou négatifs, c'est-à-dire produire une attraction (tactisme positif) ou une répulsion (tactisme négatif) du plastide. L'explication de ces tactismes n'est pas différente de celle des phénomènes chimiotactiques. Considérons, en effet, un rayon lumineux tombant sur un plastide. Si la lumière a une influence sur les réactions entre le plastide et le milieu, ces réactions se produisent, mais non de la même manière en *a* qu'en *b* (fig. 3, p. 157), à cause de l'intensité lumineuse moindre en *b* qu'en *a*. Le résultat de cette différence est une action directrice en rapport avec la direction de la lumière, mais dont le sens peut varier. Il y a des espèces *positives*, des espèces *négatives* et des espèces *indifférentes* pour la même radiation, ce qui prouve encore une fois la non-unité de composition des matières vivantes [1].

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 34, 36 et suiv.

Les déplacements déterminés par ces tactismes et par l'hétérogénéité du milieu proviennent d'une modification qui a lieu au contact de la surface du plastide et du milieu. C'est ce que montrent les expériences de mérotomie. Les mouvements des mérozoïtes sans noyau sont, en effet, jusqu'au moment où les substances oxydables, par exemple, sont toutes oxydées, identiques à ceux des plastides nucléés. « Une très intéressante série d'expériences de Max Verworn, dit Le Dantec[1], a montré que les mérozoïtes dépourvus de noyau, appartenant aux espèces chimiotropiques, thermotropiques, etc., manifestent la même attraction, la même orientation par les agents correspondants que les plastides nucléés d'où ils dérivent... C'est une démonstration rigoureuse de l'absence de toute influence du noyau sur les mouvements, résultat que l'on pouvait prévoir, si l'on admet que les mouvements ne peuvent mécaniquement avoir d'autre cause que les échanges et les réactions ayant lieu au niveau de la surface du plastide. »

Il va de soi que l'explication des mouvements des plastides isolés ne peut intervenir pour les mouvements généraux des êtres complexes. Certaines cellules de ces êtres peuvent être impressionnées, comme nous venons de le voir, mais les contractions musculaires, par exemple, et le déplacement du corps qui en résulteront, grâce à la synergie, n'auront qu'un rapport très éloigné avec la direction de la radiation qui a primitivement impressionné certaines cellules ; il faut donc se garder de donner à ces deux genres de mouvements la même interprétation, car les phénomènes d'ensemble des êtres complexes sont les résultats de l'activité d'un nombre immense de plastides qui s'influencent les uns les autres.

Nous venons de voir que les mouvements résultent de modifications qui se produisent à la périphérie des plastides. Quelles sont ces modifications? Geddes, Berthold et Quincke admettent que le protoplasma est comparable à une goutte

1. *Op. cit.*, p. 78-80.

d'un liquide non miscible au liquide dans lequel il plonge; les mouvements et particulièrement l'émission et la rétraction des pseudopodes sont explicables par les effets de l'osmose et les variations de la tension superficielle. Butschli, au cours de ses expériences sur les émulsions huileuses, a vu qu'une goutte de ces mousses artificielles exécute des mouvements comparables à ceux d'une amibe. Or, les mouvements de ces mousses sont dus à la diminution de la tension superficielle par suite de la rupture de quelques alvéoles de la surface. Butschli en conclut que, les mousses savonneuses et le protoplasma ayant la même structure, la cause des mouvements de celles-ci doit être la cause des mouvements de celui-là. Mais Delage[1] fait observer avec raison que cette conclusion n'est pas rigoureuse, puisque la composition chimique de l'amibe n'est pas celle des mousses artificielles.

La théorie de Verworn[2] serre de beaucoup plus près le phénomène, et comme nous n'y avons fait qu'allusion, à propos de la synthèse assimilatrice, nous allons ici en dire quelques mots. Les molécules du protoplasma peuvent se trouver à trois états : à l'état n° 1, elles sont complètes, mais privées d'O, pour lequel elles ont une chimiotaxie positive intense; à l'état n° 2, elles sont combinées à l'oxygène, mais constituent des combinaisons instables sous les excitations extérieures, et possèdent une tension superficielle dans l'eau inférieure à celle de l'état précédent; à l'état n° 3, les molécules sont déchargées de leurs produits d'oxydation, possèdent une tension superficielle supérieure à la précédente, et présentent une grande affinité pour certaines matières sécrétées par le noyau, dont la combinaison les fait passer à l'état n° 1. Ce qui précède permet d'expliquer la formation des pseudopodes des amibes. En effet, l'oxygène étant inégalement réparti dans l'eau, les molécules n° 1 se précipitent de son côté, se combinent et, la tension superficielle diminuant, il en résulte, en ce point, une

1. *Op. cit.*, p. 310.
2. *Bewegung der lebendigen Substanz.— Allgemeine Physiologie*, chap. III.

hernie, un pseudopode, qui s'allonge et grandit par l'arrivée de toutes les molécules n° 1, passant ainsi à la condition d'indifférence n° 2. Si une excitation survient, il y a décharge des produits d'oxydation, et les molécules sont alors attirées par les sécrétions du noyau ; il y a rétraction du pseudopode ; mais, en même temps, les molécules passent de l'état n° 3 à l'état n° 1 et redeviennent aptes à s'unir à l'oxygène et à reformer un pseudopode. Ces molécules, d'ailleurs, sont diverses et ont des affinités très différentes pour l'oxygène, ce qui fait que l'amibe ne se dilate pas uniformément. En résumé, les mouvements du protoplasma sont produits par un double chimiotactisme positif, d'une part entre les molécules du protoplasma et l'oxygène, d'autre part entre ces mêmes molécules et les matières sécrétées par le noyau[1]. Cette théorie, fort ingénieuse, n'explique cependant d'une manière satisfaisante, ni les mouvements brusques, ni la formation des pseudopodes filiformes.

En ce qui concerne ce dernier point, Le Dantec paraît avoir été mieux inspiré. Il n'invoque, en effet, que deux faits établis, la tension superficielle plus ou moins grande du plastide dans l'eau et l'existence, dans cette eau, de matières dissoutes et de courants. L'agitation constante intérieure de l'eau en apparence la plus calme résulte de faits d'expérience sur les matières colorantes et de la conception de Van t'Hoff, qui assimile les solutions à des gaz. Les molécules des gaz sont en perpétuel mouvement; il en est de même des molécules dissoutes. Ce mouvement, combiné à la chimiotaxie ou à toute autre influence de même résultat, détermine l'apparition des pseudopodes, comme le degré de la tension superficielle détermine à son tour la forme de ces pseudopodes. Il est évident, en effet, que moins cette tension est forte, plus les pseudopodes peuvent être grêles et déliés, plus facilement aussi ils peuvent s'anastomoser entre eux. Quand la tension est très forte, au contraire, il ne se forme pas de pseudopodes tant que le plastide se meut librement dans l'eau ; ils n'apparaissent que

1. Delage, *op. cit.*, p. 304-306.

si le plastide vient, par suite d'attraction moléculaire et du peu de rigidité de sa surface, s'aplatir contre une paroi sans y toucher, car l'aplatissement met obstacle au mouvement général du plastide, mais permet, comme chez l'amibe, la formation de pseudopodes digitiformes, qui, en raison de la forte tension superficielle, ne peuvent s'anastomoser entre eux. C'est ce qui fait dire à B. Hofer qu'il faut que l'amibe soit adhérente à un corps solide pour pouvoir émettre des pseudopodes [1].

Les théories précédentes nous permettent de comprendre les mouvements d'ensemble des plastides, la formation des pseudopodes, et, à la rigueur, le mouvement de sens déterminé des cils vibratiles, mais non celui des flagella et des membranes oscillantes qui est brusque, et, *a fortiori*, la contraction musculaire. Cependant Zacharias a signalé, entre les pseudopodes et les flagella, des formes intermédiaires représentées par des pseudopodes réguliers, persistant plus ou moins longtemps, et accomplissant des mouvements analogues à ceux des flagella, mais plus lents. Peut-être, dès lors, est-il permis de supposer que les causes du mouvement sont toujours fondamentalement voisines, mais diffèrent par des conditions secondaires qui nous sont, pour le moment, inconnues. Concluons, en résumé, que les mouvements divers des plastides isolés sont le résultat de réactions qui se passent, à leur partie périphérique, entre leurs substances et le milieu.

B. *Irritabilité.* — La conclusion précédente permet d'expliquer pourquoi, contrairement à celles de la matière brute, les réactions de la matière vivante sont relativement lentes et indéfiniment renouvelables à la condition n° 1. En effet, la modification que l'excitation détermine à la surface d'un plastide ne peut être qu'une destruction, comme nous l'ont appris les expériences sur les mérozoïtes sans noyau. Si la modification s'arrêtait là, toutes les substances qui sont atteintes par l'excitation considérée seraient bientôt détruites, et le plastide cesserait de réagir à cette excitation, ce qui est contraire à

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 60-61.

l'expérience. Il faut donc nécessairement admettre, comme le laissent à entendre les théories de Verworn (p. 465) et de Haacke (p. 326), que la modification se transmet du cytoplasma au noyau, lequel, se trouvant par hypothèse dans les conditions de la vie élémentaire manifestée, fait la synthèse des matières détruites par l'excitation. Il est ainsi facile de comprendre que la réaction des plastides à une excitation ne soit pas instantanée, puisqu'il faut que la modification qui en résulte passe du cytoplasma au noyau, puis du noyau au cytoplasma, ni définitive, puisque, à la condition n° 1, le noyau fait la synthèse d'une quantité de matière au moins égale à celle qui a été détruite par l'excitation.

Remarquons d'abord que cette transmission se fait par *contiguïté directe*, c'est-à-dire sans interposition de substance inerte, plutôt que par continuité, puisque les différentes parties du cytoplasma et du noyau ne se mélangent pas les unes aux autres, et, en second lieu, que la durée de la transmission, qui n'est pas appréciable chez beaucoup de plastides, isolés ou non, la devient chez d'autres, comme les neurones, dont les prolongements protoplasmiques atteignent d'énormes dimensions. Reste à se demander quel est le mécanisme de cette transmission.

On peut supposer, en premier lieu, qu'il est de nature purement physique, et que l'influx nerveux, par exemple, a quelque analogie avec l'électricité ; mais il n'est pas facile de concevoir comment un phénomène physique arrive à lutter contre la destruction chimique dont l'extrémité du nerf est le siège. On peut encore supposer que les produits de la réaction considérée se transportent directement vers le noyau, puis, de nouveau modifiés, du noyau vers la périphérie ; si cela est admissible pour certains plastides (gromies, par exemple) où l'on constate un écoulement centripète du protoplasma, il n'en est pas de même dans le cylindraxe, où le transport de matière n'est pas optiquement visible et où, d'ailleurs, la transmission atteint une rapidité peu compatible avec un transport effectif. Aussi, Le Dantec est-il porté plutôt à admettre un transport

de la modification chimique, sans transport effectif de substances, « chaque molécule se déplaçant très peu pour son propre compte et étant successivement détruite et reconstituée au moyen d'atomes nouveaux, comme cela a lieu, d'après Grothus, dans les molécules liquides polarisées entre les électrodes d'un voltamètre [1]». Dans cette hypothèse, les parties constitutives d'une molécule sont dégagées en deux points très éloignés, sans que chaque atome ait à parcourir un chemin plus grand que la distance qui sépare deux molécules voisines. Dès lors, l'excitation d'un nerf, qui coïncide avec la destruction d'une molécule, se propage rapidement et a pour résultat de mettre en liberté, à l'autre bout de la chaîne moléculaire, la partie de molécule complémentaire de celle qui a été détruite au point d'excitation. Cette partie de molécule ainsi *transmise*, bien qu'il n'y ait pas transport réel, détermine les effets de l'influx nerveux, et il n'y a rien d'extraordinaire à ce que cette série de compositions et de reconstitutions successives de molécules soit accompagnée de phénomènes électriques (variation négative) [2].

Ce qui précède définit l'*irritant* ou *excitant*. Un excitant est tout agent chimique ou physique qui détermine à la surface du protoplasma du plastide une modification chimique. L'excitant n'atteint donc pas directement le noyau, et l'irritabilité, telle que nous l'avons précédemment définie, n'est pas en conséquence une propriété du noyau, comme nous l'ont déjà appris les expériences de mérotomie, car le noyau ne réagit jamais qu'avec le protoplasma. Mais cette réaction du noyau, à la condition n° 1, masque l'effet de l'excitation du protoplasma, qui est une destruction, puisqu'elle aboutit à la synthèse d'une quantité de matière plastique au moins égale à celle qui a été détruite. Si une excitation donnée se répète fréquemment, il est évident que la matière détruite par cette excitation se refait aussi constamment et tend, par conséquent, à augmen-

1. *Op. cit.*, p. 136.
2. Le Dantec, *op. cit.*, p. 137, note.

ter de plus en plus de masse aux dépens de certaines autres matières plastiques, qui ne disparaissent pas cependant tout à fait pour cela (car alors la condition n° 1 deviendrait impossible), mais dont la quantité est de plus en plus réduite, comme on le voit dans les éléments musculaires où le protoplasma granuleux est réduit au minimum, alors que le protoplasma contractile est très abondant. C'est à l'*excitation fonctionnelle* ainsi comprise, que W. Roux [1] et Delage [2] attribuent le rôle capital dans la différenciation histologique, la structure et les fonctions des organes, et la formation des espèces sous l'influence de l'usage et de la désuétude. Toutefois, la synthèse assimilatrice ne porte pas que sur les matières détruites par l'excitation, mais bien sur toutes les matières plastiques à la fois. Il en résulte qu'il faut faire intervenir d'autres facteurs que l'excitation fonctionnelle pour expliquer la différenciation histologique, et notamment, comme nous le verrons tout à l'heure, les différences de milieux qui entraînent les divisions cellulaires hétérogènes. De plus, on ne peut considérer comme excitation fonctionnelle que l'excitation qui complète, pour un plastide, les conditions de la vie élémentaire manifestée, comme l'influx nerveux (excitation fonctionnelle), qui complète la condition n° 1 pour un élément musculaire ou glandulaire. Toute autre excitation (agents chimiques ou physiques, chocs, etc.) qui trouve le plastide à la condition n° 1, mais ne l'y met pas, n'est évidemment pas excitation fonctionnelle, quoiqu'elle puisse contribuer, dans une certaine mesure, ainsi que l'ont prouvé les expériences de J. Massart sur l'adaptation des espèces chimiotactiques, à la différenciation des plastides.

Rappelons en terminant que les anesthésiques, dont nous avons ci-dessus expliqué l'action (p. 162, 454), suppriment l'irritabilité du protoplasma (c'est-à-dire la réaction du protoplasma à une excitation donnée), mais laissent intacte l'activité chi-

1. *Der Kampf der Theile im Organismus* (Leipzig, 1881).
2. *Op. cit.*, p. 727 et suiv.

mique à la condition n° 2, séparent, comme disait Cl. Bernard[1], dans les manifestations de l'être vivant, ce qui est vital de ce qui ne l'est pas. Nous avons de la sorte un moyen précieux de dissocier, pour ainsi dire, les phénomènes d'assimilation fonctionnelle (condition n° 1) des phénomènes de destruction. C'est ainsi que la production de l'invertine par la levure de bière est un phénomène de destruction (résultant de l'excitation produite par le saccharose sur la levure), puisqu'elle n'est pas entravée par l'anesthésie, tandis que le dédoublement du glucose, en alcool et acide carbonique, est complètement arrêté.

C. *Théorie des plastides incomplets.* — La propriété du protoplasma, l'irritabilité, et sa conséquence, l'excitation fonctionnelle, comme l'entendent W. Roux et Delage, produisent, sous l'influence de milieux différents, la différenciation des plastides associés en colonie, laquelle entraîne, à son tour, la synergie, par l'établissement, entre les plastides, de relations telles que l'excitation d'un seul soit perçue par un grand nombre d'autres dont elle détermine ainsi le fonctionnement. Le Dantec appelle *plastides incomplets* les plastides ainsi liés les uns aux autres, et pour lesquels, en dehors des substances Q et des conditions physiques ordinaires, l'excitation est nécessaire à la vie élémentaire manifestée.

Les plastides incomplets[2] ne se rencontrent que chez les organismes pluricellulaires, car ils sont le résultat de la différenciation qui s'établit dans ces colonies de plastides. Un plastide isolé, qui se meut dans l'eau, par exemple, subit en tous les points de sa surface l'influence d'un milieu sensiblement identique. Il n'en est pas de même quand les plastides restent associés. Dès le début de la segmentation, une modification se produit, car si les deux premiers blastomères plongent dans

1. *Leçons sur les phénomènes de la vie*, t. Ier, p. 253. — Cf. aussi Dastre, *Étude critique des travaux récents sur les anesthésiques.*

2. Il faut distinguer les plastides qui sont incomplets par nature, de ceux qui le deviennent, comme l'infusoire cilié ou l'ovule. Nous ne parlons ici que des premiers, les causes qui déterminent la production des derniers ayant été examinées au chapitre IX.

un même milieu, il est cependant un point de leur surface où l'influence qu'ils subissent est différente, c'est le point, la région par où ils sont en contiguïté. La membrane qui les sépare et qui est le produit de leur activité, empêche la continuité de leurs matières plastiques (comme le prouve la mérotomie), mais n'empêche nullement les échanges. Il en résulte que les régions par lesquelles les deux blastomères se touchent subissent des influences différentes, et comme des excitations différentes détruisent des matières différentes, les matières qui répondent à ces excitations, refaites par l'assimilation compensatrice, tendent à s'accumuler et à se localiser du côté précisément où portent ces excitations. Au fur et à mesure que la segmentation avance, les choses se compliquent. Considérons, par exemple, une *blastula* (fig. 19). C'est une sphère formée d'une seule couche de cellules pareilles et dont la cavité ou *cavité de segmentation* est remplie par un liquide particulier. Chacune des cellules de la blastula est donc soumise à trois sortes d'influences: celle du milieu extérieur, celle du milieu intérieur (blastocœle), celle des cellules voisines. C'est ce qu'indique le schéma ci-contre (fig. 20). Il est évident que si ces cellules se divisent suivant $a\ b$, elles restent semblables, puisqu'elles contiennent les matières plastiques différentes localisées par l'influence de milieux différents; la division reste donc homogène. Mais si elles se divisent suivant $c\ d$, il n'en est plus ainsi, car alors la cellule $c\ a\ d$ (fig. 20) contient des matières

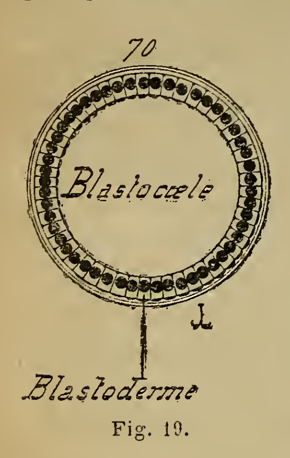


Fig. 19.

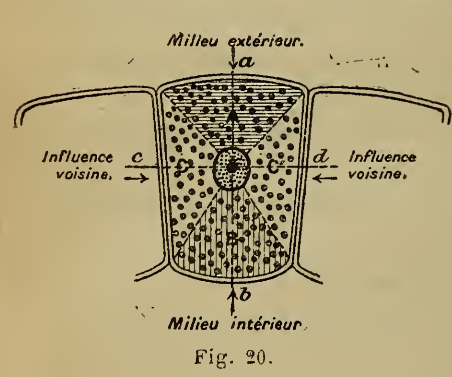


Fig. 20.

résultant de l'excitation du milieu extérieur, que ne renferme pas la cellule *c b d*. La division est hétérogène et il y a différenciation. C'est ainsi que se forme par délamination l'endoderme de la gastrula de certaines méduses. Au stade *gastrula* (fig. 21), cette différenciation se prononce, car le liquide intérieur n'augmentant pas et les cellules se divisant sans cesse, la blastula est obligée mécaniquement de s'invaginer. La forme qui résulte de cette invagination est la gastrula, dont toutes les cellules subissent encore trois sortes d'influences; toutefois, les cellules de la partie invaginée ne subissent plus l'influence du milieu extérieur, mais celle de l'intestin primitif ou *archenteron* que limite le blastopore. De cette différence résulte la formation de l'ectoderme sous l'influence du milieu extérieur, et de l'endoderme sous l'influence du milieu archentérique: Il est facile de comprendre que, dans toutes les cellules, une bipartition parallèle au rayon de la gastrula donne des cellules pareilles, une bipartition perpendiculaire des cellules différentes, lesquelles constituent, en effet, un tissu nouveau, le *mésoderme*. On pourrait poursuivre cette étude jusqu'à la fin de l'ontogenèse, mais ce que nous avons dit suffit à montrer que la différenciation résulte de divisions hétérogènes et par conséquent de la localisation de certaines matières sous l'influence de milieux différents.

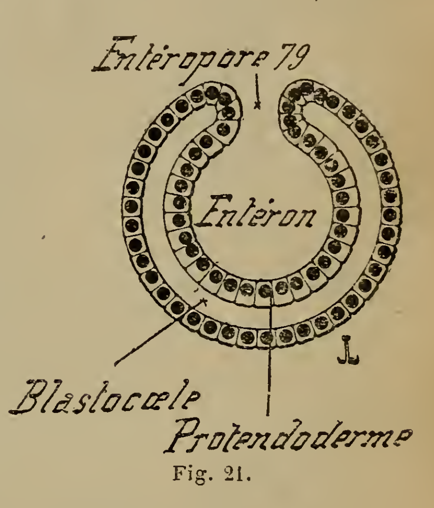


Fig. 21.

Le Dantec [1] admet que les matières ainsi localisées sont des substances plastiques nécessaires à la vie élémentaire manifestée, et il se fonde, pour cela, sur l'existence de cellules neuro-musculaires dans l'hydre d'eau douce et de cellules épi-

1. *Op. cit.*, p. 205-220.

thélio-neuro-musculaires dans d'autres cœlentérés, comme l'ont constaté les frères Hertwig. Supposons, en effet, des cellules épithéliales telles (fig. 22) que leur prolongement basilaire localise des matières plastiques contractiles nécessaires à la vie élémentaire manifestée du plastide. Si l'on vient à mérotomiser ce prolongement, il y aura dégénérescence non seulement du prolongement, mais aussi du corps cellulaire, qui ne va plus pouvoir réaliser la condition nº 1. Supposons encore qu'il y ait division du noyau, et que l'un des noyaux qui résultent de cette division se localise dans le prolongement contractile (fig. 23), nous nous trouvons en présence de deux éléments histologiques différenciés, l'un épithélial, l'autre contractile, en communication par un filament cytoplasmique, mais qui ne constituent cependant qu'un seul plastide complet, puisque, si l'on sectionne ce prolongement, les deux éléments, pour les raisons exposées plus haut, dégénèrent. Chacun de ces éléments est donc un *plastide incomplet*, que l'autre vient compléter, puisque certaines substances que ce dernier contient sont nécessaires à la vie élémentaire manifestée du premier. Supposons enfin qu'il y ait une nouvelle division du noyau épithélial, et que l'un des noyaux issus de cette division vienne se loger dans le filament cytoplasmique qui unit les deux éléments histologiques (fig. 24). En raison de la différenciation, ces trois éléments sont des plastides incomplets isolément, ne



Fig. 22.

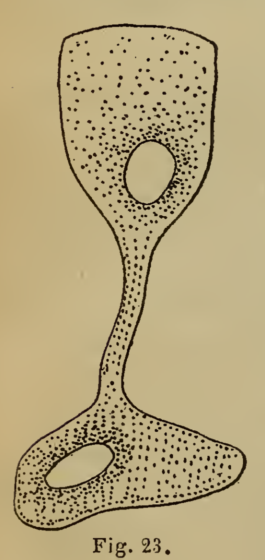


Fig. 23.

pouvant fonctionner sans le concours des autres ; ils forment donc un seul plastide complet, qui donne grossièrement le schéma d'un arc réflexe, l'élément épithélial représentant la cellule sensitive périphérique, l'élément central la cellule nerveuse, et l'élément contractile la fibre musculaire, le filament protoplasmique qui unit le premier au second représentant le nerf centripète et celui qui unit le second au troisième le nerf centrifuge. En résumé, par suite de la localisation de certaines substances plastiques, ce système peut être considéré comme un plastide complet trinucléé et chaque élément de ce système comme un plastide incomplet, puisqu'il ne renferme pas toutes les substances nécessaires à la vie élémentaire manifestée.

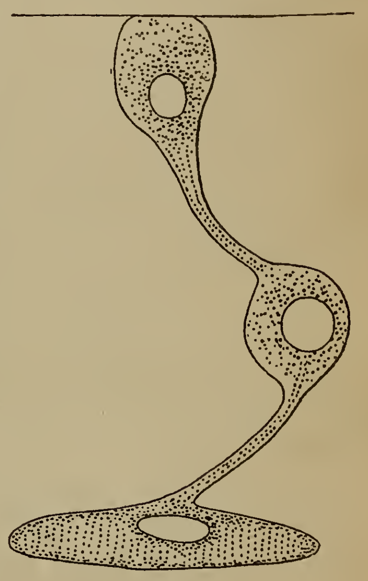


Fig. 24.

Telle est la théorie de Le Dantec; elle suppose qu'il y a continuité entre, d'une part, l'élément périphérique sensitif et l'élément nerveux sensitif, et, d'autre part, l'élément nerveux moteur et l'élément musculaire périphérique. Or, les découvertes faites récemment dans l'histologie du système nerveux ne permettent pas d'accepter cette manière de voir, car il n'y a pas, soit entre les éléments périphériques et les éléments nerveux, soit entre les divers éléments nerveux, *continuité*, mais seulement *contiguïté*. Il est vrai que cette contiguïté est *directe*, c'est-à-dire sans interposition de substance étrangère ou inerte ; mais elle n'en entraîne pas moins cette conséquence que ce qui manque aux plastides incomplets n'est pas une matière plastique, mais plutôt une substance Q particulière que l'excitation met en liberté dans l'élément sensitif et dont se sert l'élément nerveux, lequel à son tour libère une substance de même ordre qui,

utilisée, met en activité, à la condition n° 1, soit des éléments nerveux centraux, soit des éléments périphériques musculaires, glandulaires, etc.

Cette interprétation, qui nous semble résulter de nos connaissances actuelles des connexions nerveuses, de l'indifférence des communications protoplasmiques entre cellules végétales, etc., ne touche en rien à la théorie même des plastides incomplets. Il est certain, en effet, que si certains plastides ne peuvent entrer en état de vie élémentaire manifestée que sous l'influence de substances particulières que produit l'excitation d'autres plastides, ces plastides sont des plastides incomplets. Il est non moins certain que, en vertu de la contiguïté directe, il se produit des échanges entre plastides, et que ces échanges sont également nécessaires à leur vie élémentaire manifestée. C'est pourquoi des éléments périphériques séparés de leurs connexions nerveuses, ou des éléments nerveux séparés de leurs connexions périphériques finissent par dégénérer. Les relations qui s'établissent ainsi entre les divers éléments anatomiques d'un organisme sous l'influence d'une étroite adaptation sont le point de départ de la synergie, car si l'excitation d'une seule cellule peut déterminer l'activité d'un grand nombre d'autres éléments, le phénomène qui en résulte est un phénomène d'ensemble, ne traduisant plus que médiatement la modification initiale qui lui a donné naissance, mais conduisant à l'équilibre des tissus différenciés et au balancement organique.

2° Phénomènes musculaires.

Après ce qui vient d'être dit, nous pourrions aborder l'étude des phénomènes synergétiques et des éléments nerveux qui en sont l'instrument essentiel. Mais pour comprendre l'ampleur et la signification de ces phénomènes, il faut, au préalable, connaître la nature et les propriétés des éléments anatomiques que la conduction nerveuse met en rapport. Nous avons déjà examiné le fonctionnement de certains de ces éléments, cellules épithéliales et endothéliales, glandulaires, conjonctives, etc., mais

non celui des éléments musculaires, qui représentent les facteurs du mouvement d'ensemble et du travail mécanique fourni par les organismes complexes et qui jouent, en conséquence, un rôle très important dans la production de force à laquelle aboutissent les réactions de la vie.

L'élément musculaire est une différenciation du mésoderme, et la marche de cette différenciation devient, en quelque sorte, visible quand on passe de la cellule à cils vibratiles, libre (infusoires, spermatozoïdes, zoospores, etc.) ou associée (épithélium cilié du manteau des moules, de l'œsophage de la grenouille, de la trachée des mammifères, de la trompe de Fallope, etc.), où l'on rencontre une structure plus ou moins nettement fibrillaire, notamment dans le flagellum, comme l'a noté Verworn, à la cellule neuro-musculaire découverte par Kleinenberg dans l'hydre d'eau douce, dont le prolongement est contractile, et à la fibre lisse qui se rencontre exclusivement chez certains invertébrés. La fibre lisse semble, en effet, une forme de passage ; elle est effilée, possède un noyau, un protoplasma granuleux et une faible striation transversale ; sa contraction est plus lente que celle de la fibre striée, mais cela cependant n'a rien d'absolu, car de Varigny a montré [1] que la fibre lisse des céphalopodes se contracte plus vite que la fibre striée des crustacés. Chez les vertébrés enfin, elle paraît affectée surtout aux appareils de la vie nutritive. La fibre striée elle-même offre des degrés de différenciation, dont l'un est la fibre ramifiée, bifurquée, qui constitue le muscle cardiaque.

La fibre striée a une structure complexe. Elle est constituée par un ensemble de fibrilles, formées chacune d'une file de courts segments ou disques alternativement clairs (isotropes) ou obscurs (anisotropes), qui, se trouvant tous respectivement à peu près au même niveau, donnent à la fibre son aspect strié. Une très mince couche de protoplasma granuleux, non différencié, enveloppe la fibre. Les noyaux, en disque aplati, sont

1. *Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les invertébrés*, 1886.

logés dans un épaississement de ce protoplasma, qui est enfin entouré d'une membrane, le sarcolemme ou myolemme. Cette membrane ne paraît s'interrompre qu'au niveau de la *plaque musculaire*, amas de protoplasma multinucléé, où viennent se terminer directement les prolongements cylindraxiles du nerf moteur. A cette terminaison, les cylindraxes perdent également leurs gaines. On peut donc croire que l'élément musculaire et l'élément nerveux sont, sinon en continuïté absolue, du moins en contiguïté directe, ce qui explique qu'ils puissent être, l'un par rapport à l'autre, plastides incomplets.

Le muscle est une association de fibres lisses ou de fibres striées. Il reçoit non seulement des filets nerveux moteurs, mais aussi des filets sensitifs, origines de nombreux réflexes. C'est à eux qu'est due la sensation de fatigue musculaire, et leur lésion entraîne des troubles de la locomotion, l'incoordination des mouvements, car, ainsi que l'a indiqué Duchenne de Boulogne, la suppression de cette sensibilité empêche de proportionner les efforts au but à atteindre. Quelques auteurs enfin admettent qu'il y a des centres nerveux trophiques du muscle. Cette opinion est basée sur ce fait que certaines lésions des cornes antérieures de la moelle ou des noyaux du bulbe déterminent une atrophie plus rapide que la section directe des fibres motrices et sensitives. Il est probable qu'il faut faire intervenir ici le centre trophique du nerf, c'est-à-dire le corps cellulaire du neurone, qui, lorsqu'il est détruit, altère la conductibilité du nerf, plus vite que la section ; cette dernière, en effet, laisse encore passer l'excitation dans le tronçon nerveux. Examinons, maintenant, les propriétés du muscle, puis les facteurs qui mettent ces propriétés en évidence, et enfin les phénomènes divers qui résultent de la manifestation de ces propriétés.

A. *Propriétés du muscle.* — Le muscle est élastique et contractile. Son élasticité est faible, mais parfaite, car il reprend toujours exactement sa forme première. Mais l'allongement qui provient, par exemple, de l'application d'un poids, n'est pas proportionnel aux différents poids employés. Si l'extension

est de 15 millimètres quand le poids passe de 5 à 10 grammes, elle n'est plus que de 1 à 2 millimètres quand il passe de 85 à 90 grammes. Quand la limite d'élasticité est dépassée, le muscle ne revient plus à ses dimensions primitives. D'ailleurs le muscle met, comme l'a constaté Rosenthal, un certain temps soit pour s'allonger au maximum, soit pour se rétracter quand on supprime le poids tenseur. C'est ce qu'on appelle l'*extensibilité* et la *rétractilité tardives* ou *supplémentaires*. Dans le muscle en travail, l'extensibilité paraît augmenter. Weber a montré, en effet, que, pour un même poids, le muscle tétanisé s'allonge plus que le muscle au repos, et même qu'un muscle chargé d'un poids lourd s'allonge au lieu de se raccourcir, au moment du tétanos. Ch. Richet et de Varigny ont également constaté ce fait chez les invertébrés.

La rétractilité est, en quelque sorte, indéfinie, en ce sens que le muscle tend toujours à se rétracter de plus en plus. Normalement du reste, cette rétractilité se manifeste par la traction faible que le muscle exerce sur ces points d'attache ; c'est pourquoi il se raccourcit quand on sectionne un de ses tendons. Cet état de contraction faible ou *tonus musculaire* n'existe que si le muscle a gardé toutes ses connexions nerveuses. Si on vient à les supprimer, le muscle perd immédiatement sa tonicité. De Cyon et Tschiriew attribuent le tonus à des excitations motrices réflexes, dues elles-mêmes à des excitations sensitives nées dans le muscle.

La contractilité du muscle se traduit par un changement de forme, mais non de volume, car l'accroissement du petit axe compense exactement la diminution du grand. Cette variation naît à la plaque musculaire, se propage comme une onde (onde contractile) et passe par tous les points de la fibre qu'elle dilate successivement et qui reprennent ensuite graduellement leurs dimensions normales. Elle semble résulter d'une modification dans l'arrangement moléculaire de la fibre, car, quand elle se produit, l'aspect des segments change notablement. Les segments clairs (isotropes), en effet, s'amincissent, tandis que les segments obscurs (anisotropes) semblent déborder sur

les premiers. Suivant Engelmann, la substance isotrope est riche en eau, et cette eau est, au moment de l'excitation, absorbée par la substance anisotrope ; c'est pourquoi la réfringence réciproque des segments diminue en même temps. Verworn a cherché à expliquer ces variations par des phénomènes chimiotactiques (p. 465). Les segments anisotropes contiennent des molécules positivement chimiotactiques pour des substances sécrétées par le noyau qui se répandent dans le sarcoplasma, puis dans les segments isotropes. C'est au contact des segments anisotropes et isotropes qu'a naturellement lieu l'action attractive réciproque des molécules et des substances, et cette attraction entraîne un élargissement du segment anisotrope et par conséquent un raccourcissement de la fibre. Le relâchement ou l'allongement se produit en raison de l'affinité des molécules du disque obscur pour l'oxygène du sarcoplasma. Cette attraction amène un changement de forme tel que la surface de contact entre le disque et le sarcoplasma devienne aussi grande que possible, ce qui n'a lieu que lorsque la fibre s'allonge[1]. Mais cette théorie, pas plus que celle d'Engelmann, n'explique ni la brusquerie ni le rythme de certaines contractions, comme celles du cœur. On en peut dire autant, du reste, de celle de Ranvier. Pour Ranvier, les segments obscurs répondent à la partie contractile, les segments clairs à la partie élastique de la fibre striée. A l'état de repos, les disques sombres sont allongés en bâtonnets, mais, sous l'effet de l'excitation, ils tendent à prendre une forme sphérique, d'où raccourcissement de la fibre et épaississement du disque; il en résulte encore, si la fibre ne peut pas se raccourcir, un allongement des espaces clairs, comme dans les fibres tétanisées et tendues de l'aile de l'hydrophile. La division de la fibre en un certain nombre de segments contractiles est en rapport avec la rapidité de la contraction, car l'excitation donne naturellement une réaction plus brusque quand elle porte sur tous les segments contractiles à la fois, que lorsqu'elle doit se communiquer à une

1. Delage, *op. cit.*, p. 306, note.

masse volumineuse et continue. En somme, dans cette théorie, la division des segments intervient pour expliquer la rapidité de la contraction, et la tension superficielle du protoplasma contractile dans le plasma musculaire pour expliquer le raccourcissement du muscle. Cette dernière interprétation appartient à d'Arsonval et nous y reviendrons plus loin.

La contractilité est la forme que revêt l'irritabilité dans le muscle; elle est donc indépendante des connexions nerveuses des fibres, bien que normalement l'influx nerveux soit le seul excitant physiologique de cette irritabilité. L'irritabilité propre du muscle a été mise en évidence par les expériences de Longet et surtout par celles de Cl. Bernard, au moyen de l'empoisonnement par le curare, empoisonnement qui laisse intactes la conduction nerveuse dans le neurone et l'irritabilité musculaire, mais qui rompt la contiguïté directe du neurone et de la fibre dans la plaque motrice, de telle sorte que l'influx ne détermine plus l'excitation du muscle. Mais il y a, entre cette excitabilité du muscle privé de ses connexions nerveuses et de l'apport sanguin, entre cette *vitalité* (?) spéciale du muscle que Brown-Sequard a signalée et qui se manifeste après la mort et jusqu'à la cessation de la rigidité, et l'irritabilité physiologique, fonctionnelle, une grande différence. Dans ce dernier cas, en effet, la connexion nerveuse et l'irrigation sanguine sont nécessaires à la manifestation de cette irritabilité, parce que l'une et l'autre apportent les substances Q diverses qu'utilise l'assimilation compensatrice dont l'effet est de permettre des contractions indéfinies. Dans les autres, au contraire, il y a simplement destruction lente, sans assimilation compensatrice, des substances du muscle ; mais la destruction qui résulte d'excitations purement artificielles est comparable à celle que produit l'influx nerveux, parce qu'il y a simplement manifestation, sous l'influence d'actions physiques, des propriétés physiques résultant de l'agencement moléculaire de la fibre. La différence est donc que l'excitant physiologique du muscle *in situ* met en activité le *groupement P* (p. 14), parce qu'à l'ébranlement moléculaire qui accompagne la des-

truction initiale se joint un apport chimique, tandis que l'excitant artificiel, même quand le muscle est irrigué, ne donne que l'ébranlement de destruction sans y ajouter l'apport que réalise l'influx nerveux.

Ceci explique que certaines conditions contribuent à la conservation de l'irritabilité musculaire, et surtout l'irrigation sanguine et le degré de la température. L'anémie par ligature agit à la fois et en supprimant l'oxygène et en accumulant les substances R éliminables, comme le prouvent les expériences de Ranke, faites en injectant des extraits aqueux de muscles fatigués. Chez les hétérothermes, comme chez les homœothermes, une température basse conserve plus longtemps l'irritabilité qu'une température élevée, car les réactions sont alors moins énergiques. Les muscles de la tortue et de la grenouille conservent leur irritabilité huit à dix jours en hiver; ceux de l'homme, cinq à dix heures après la mort. D'ailleurs, la persistance de l'irritabilité varie, dans une même espèce, avec les muscles. Chez l'homme et les mammifères, c'est l'oreillette droite (*ultimum moriens* de Harvey) qui résiste le plus longtemps (cent heures chez le chien, d'après Vulpian).

Mais les conditions de la conservation de l'irritabilité ne la déterminent pas. Voyons donc maintenant quels sont les agents qui la mettent en évidence.

B. *Excitants du muscle.* — Ces agents sont les excitants du muscle et nous avons vu précédemment ce qu'il faut entendre par excitant (p. 469). Il n'y a qu'un seul excitant normal, physiologique, du muscle; c'est l'influx nerveux, mais nous ignorons en quoi consiste cet influx et quelle est la nature de la modification qu'il détermine. Nous reviendrons plus loin sur cette question. Mentionnons seulement l'hypothèse de Dubois-Reymond pour lequel la variation négative qui se produit dans le muscle excité se communique à la plaque motrice, de sorte que le muscle serait en réalité excité par l'électricité.

Les excitants artificiels sont nombreux et leur mode d'action est mieux connu. Ils n'agissent, en général, que par leur variation même, cette variation déterminant seule l'ébranle-

ment moléculaire qui produit l'excitation, la mise en activité du muscle. C'est ainsi qu'un courant constant ne donne lieu à la contraction qu'au moment de la fermeture ou de la rupture du circuit. Pendant que le courant passe, le muscle reste au repos, à moins qu'on ne fasse varier brusquement son intensité. Mais si la variation est lente et graduelle, on peut amener la destruction totale du muscle, sans que ce muscle se contracte. Il en est de même, comme l'a montré d'Arsonval, si les excitations sont trop rapides, même si cette excitation est capable, quand elle se produit moins fréquemment, de déterminer la contraction. On admet que, dans ce cas, les courants très brefs ne peuvent amener l'ébranlement moléculaire.

L'électricité est l'excitant artificiel le plus souvent employé; mais elle peut agir sur le nerf du muscle ou sur le muscle lui-même; dans le premier cas, l'excitabilité est plus grande que dans le second. D'ailleurs, la résistance électrique du muscle est assez forte, et, suivant Hermann, la résistance transversale est encore trois fois plus forte que la longitudinale. Le pôle négatif (cathode) est plus actif que le pôle positif (anode), et les courants de pile donnent une période latente plus longue que les courants induits. Avec un courant faible, la contraction de clôture est suivie d'un relâchement du muscle et la contraction de rupture peut manquer; avec un courant moyen, la contraction est plus forte à la clôture qu'à la rupture; avec un courant fort, il y a contraction de clôture et de rupture et tétanos entre les deux (muscles lisses ou striés).

La chaleur est un excitant, surtout pour les muscles lisses (thermosystaltiques), et à la condition que ses variations soient assez rapides, car si elles sont lentes, il n'y a pas de réaction. Toutes les actions mécaniques (choc, pincement, écrasement, etc. d'une certaine intensité déterminent aussi la contraction, comme on le constate souvent à l'autopsie d'un animal mort depuis peu de temps. La lumière est aussi un excitant, même quand les variations de l'intensité lumineuse sont faibles. D'Arsonval a constaté que les contractions donnent alors un son dont la hauteur correspond aux oscillations du faisceau

lumineux. Enfin les agents chimiques peuvent être des excitants du muscle, mais à la condition, semble-t-il, qu'ils *nuisent* au muscle. L'eau ordinaire ou additionnée d'un peu de NaCl ne détermine pas la contraction, tandis que l'eau distillée la produit immédiatement. Les bases affaiblissent, les acides augmentent l'excitabilité avant de la détruire. Les sels neutres ne la modifient pas en solutions très étendues, mais l'abolissent à une dose plus élevée. Remarquons enfin que les excitants chimiques du muscle ne sont pas ceux du nerf ; la glycérine, par exemple, sans effet sur le muscle, excite fortement le nerf.

Tous les excitants donnent lieu à un même phénomène, la contraction, mais non d'une manière égale, et il y a une limite en deçà de laquelle l'excitation reste inefficace. On appelle *seuil de l'excitation* l'intensité minimum de l'excitation à laquelle le muscle répond. Le seuil de l'excitation n'est d'ailleurs pas immuable. Il recule (et, par conséquent, l'excitabilité augmente) après la mort, comme nous l'avons vu et peut aboutir à de véritables convulsions (choléra, fièvre jaune); il recule également du fait de l'anémie, par accumulation de CO^2, comme le croit Brown-Sequard, et de l'auto-intoxication (animaux *forcés*), et enfin sous l'influence d'une excitation antérieure quand cette excitation a été modérée ; si elle a été intense au contraire, le seuil de l'excitation se rapproche. De même le muscle d'un homœotherme se contracte plus facilement à + 20° C qu'à 5° C et, en général, à une température plus haute que celui d'un hétérotherme.

Les muscles n'ont pas de spontanéité ; ils ne se contractent que sous l'influence d'une excitation, même ceux qui, comme le cœur, ont des contractions rythmiques indéfinies et telles que la seconde survient seulement quand les substances R, qui résultent de la première, ont été éliminées. Dans tous les cas, cette contraction est subordonnée à l'influx nerveux. D'où vient à son tour cet influx ? Nous n'en savons exactement rien, mais il est à prévoir qu'il provient soit des centres réflexes par le sang, soit même des substances R du muscle cardiaque, qui excitent les ganglions de Bidder et de Remak. Ce qui ten-

drait à faire admettre cette dernière manière de voir, c'est que, chez le fœtus, le cœur bat avant d'être en rapport avec le système nerveux général.

C. *Contraction musculaire.* — Les excitants du muscle déterminent la manifestation de son irritabilité propre qui se traduit par une contraction, raccourcissement et épaississement du muscle, sans changement de volume. Dans la contraction, ou secousse musculaire, on peut distinguer trois temps : la période latente, temps qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le début de la contraction ; la période de raccourcissement, et enfin la période de relâchement, durant laquelle le muscle revient à son état primitif.

La période latente est courte (5 à 10 millièmes de seconde), mais varie pour un même muscle suivant l'intensité de l'excitation, le moment où elle arrive (pendant la décontraction ou le repos), la température, etc. Elle varie aussi avec les espèces et la nature du muscle ; la période latente et plus longue chez les muscles striés des invertébrés que chez ceux des vertébrés, chez les muscles lisses que chez les muscles striés, et chez les muscles lisses de la vie végétative que chez ceux de la vie de relation.

Les périodes de raccourcissement et de relâchement peuvent être égales (5 centièmes de seconde), bien que ces dernières soient parfois deux ou trois fois plus longues ; mais elles se succèdent immédiatement et l'amplitude de la courbe qu'elles inscrivent dépend des conditions de l'excitation. Quand une excitation survient immédiatement après une autre, la contraction dans le second cas est plus forte que dans le premier, et dans un troisième que dans le second, et ainsi de suite ; l'excitabilité du muscle est donc augmentée, comme nous l'avons déjà dit, par une première excitation, sans doute par suite de la modification d'équilibre qu'a déterminé le premier ébranlement moléculaire. Il en résulte qu'une excitation, trop faible isolément pour produire la contraction, finit par l'amener si on la répète un certain nombre de fois, à des intervalles suffisamment rapprochés. Les ébranlements moléculaires successifs

s'ajoutent les uns aux autres jusqu'à ce qu'ils soient suffisants pour déterminer la contraction : c'est le phénomène de la *sommation* ou *addition latente.*

Quand l'excitation est très forte, la contraction et la décontraction sont séparées, au lieu de se succéder immédiatement, par un temps d'arrêt ; on dit alors qu'il y a *contracture*, phénomène que présentent égalcment les muscles striés et les muscles lisses. Ch. Richet paraît rattacher la contracture à l'*onde secondaire*, ou recontraction d'un muscle qui a été excité et s'est relâché en tout ou en partie. « La contracture n'est peut-être due qu'à une onde secondaire insuffisante pour déterminer une contraction nouvelle, mais suffisante pour arrêter la décontraction. On observe, en effet, des formes de passage très nettes de l'une à l'autre. En tout cas, ces deux phénomènes nous montrent qu'à la suite d'une excitation, il se fait dans le muscle une série de modifications plus ou moins durables [1]. »

Les phénomènes précédents sont produits par des excitations lancées à de plus grands intervalles que la durée de la secousse elle-même. Si on vient à lancer, au contraire, une nouvelle excitation pendant que le muscle se contracte sous l'influence d'une excitation antérieure, il n'y a pas deux secousses successives, mais une seule, à la fois plus ample et plus longue ; si cette seconde excitation parvient au muscle au moment où il se relâche, la décontraction ne s'achève pas, et il y a une seconde contraction plus forte que la première, en vertu de la sommation. Si enfin les excitations se succèdent assez rapidement pour que la secousse précédente ne puisse s'achever, le muscle entre en contraction permanente ou *tétanos physiologique*, *imparfait* quand les secousses sont incomplètement fusionnées, *parfait* quand elles le sont complètement ; elles donnent dans ce cas un tracé rectiligne, qui indique que les secousses se suivent assez rapidement pour que la décontraction ne puisse pas commencer à se produire, — tracé qui reste rectiligne jusqu'à ce que la fatigue du muscle l'abaisse,

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 545.

malgré la persistance des excitations, en raison de la diminution conséquente de l'excitabilité.

Le nombre des excitations nécessaires pour produire le tétanos varie naturellement avec la durée de la secousse normale; si la durée de cette secousse est d'un dixième de seconde, il faut plus de 10 excitations par seconde pour provoquer le tétanos. Il en résulte que le nombre des excitations tétaniques varie avec l'espèce, avec le muscle et avec les conditions de l'excitation. Pour obtenir un tétanos complet, il faut, d'après Ch. Richet, 6 excitations par minute pour l'escargot, 3 par seconde pour la tortue, 30 pour la grenouille, 40 pour l'homme, 60 pour le cobaye, 100 pour les oiseaux, 300 pour les insectes; d'après de Varigny, 6 à 8 excitations doubles par seconde pour certains crustacés, par minute pour certains mollusques, etc. Ajoutons, toutefois, que lorsque les excitations sont fréquentes (1 500 à 2 000 par seconde), le muscle ne se contracte plus d'une façon apparente, bien qu'il entre en vibration, comme l'a montré d'Arsonval.

Certains muscles, comme ceux de la pince de l'écrevisse, peuvent rester en tétanos jusqu'à la mort et la rigidité cadavérique — ce qui a fait croire à Hermann que la contraction et la rigidité sont des états analogues — mais, en général, les muscles tétanisés se relâchent au bout de peu de temps, surtout s'ils sont détachés du corps et privés de leurs connexions. Bernstein a signalé, au début ou au cours du tétanos, une contraction forte ou *contraction initiale*, qui répond à un maximum d'excitabilité atteint d'un coup ou seulement au bout d'un certain temps; on observe aussi parfois une *contraction finale* quand on cesse l'excitation tétanique (courants induits). Enfin l'excitation tétanique donne lieu, dans les muscles à contraction normale rythmique (cœur, ombrelle des méduses), à un tétanos rythmique, formé par une succession régulière de contractions et de relâchements, qui paraît répondre aux périodes d'excitabilité et d'inexcitabilité déterminées par l'élimination ou l'accumulation des substances R.

La succession des excitations détermine une vibration du

muscle qui produit un *bruit musculaire*. Ce bruit, normalement, répond à 35 vibrations environ par seconde; mais si le nombre des excitations augmente, la hauteur du son augmente également, de telle sorte que si le muscle reçoit 100, 200, 500 excitations par seconde, le bruit musculaire répond aussi à 100, 200, 500 vibrations par seconde. Mais il n'est pas du tout certain que le bruit normal résulte d'un nombre correspondant d'excitations nerveuses.

Les phénomènes que nous venons de passer en revue ont été étudiés surtout grâce aux excitants artificiels; mais l'observation de l'excitant physiologique conduit aux mêmes conclusions. Toutefois, la contraction volontaire est plus lente (8 à 10 contractions par seconde dans les muscles phonateurs) et plus longue que la contraction artificielle; en outre, la contraction volontaire paraît le résultat d'une fusion de secousses, comme le croit Fredericq, et non d'une secousse unique, sauf peut-être pour la systole du cœur. D'ailleurs, la secousse volontaire ne saurait être simple, puisqu'elle est formée de l'ensemble des petites secousses de fibres qui se contractent successivement.

L'élasticité musculaire semble être la cause de la fusion des secousses; elle favoriserait ainsi le travail du muscle, l'effet utile d'une force étant plus grand quand elle s'exerce par un lien élastique que par un lien inextensible. Mais le lien élastique ne transmet l'effort que lorsqu'il a subi un certain allongement. D'après Bergonié, c'est à cet allongement que répondrait la période latente du muscle au début de l'excitation, l'activité du muscle étant employée d'une manière invisible, pendant cette période, au développement de la force élastique. Cette interprétation, qui concorde avec la théorie histologique de Ranvier (p. 480), laisse supposer qu'il y a indépendance entre l'élasticité et l'irritabilité du muscle, indépendance qui ressort du reste du *paradoxe* de Weber.

La contraction d'un muscle résulte, nous le savons, du changement de forme des fibres qui le constituent. Ce changement est, normalement, très rapide; il se propage, de part et d'au-

tre, en formant une *onde musculaire* ou nœud de contraction, qui part du point où aboutissent les filets nerveux et va jusqu'aux extrémités. Schiff admet que ces ondes reviennent sur elles mêmes et se croisent sans interférer. On les met facilement en évidence sur les muscles privés de leurs connexions nerveuses ; on constate alors que la vitesse de l'onde musculaire varie ; elle est de 1 mètre par seconde chez la grenouille, suivant Marey, de 4 à 5 mètres, suivant Bernstein (muscles *in situ* curarisés), et de 10 à 12 mètres chez l'homme, d'après Hermann. Quand, enfin, le muscle est très fatigué, l'excitation directe détermine un nœud de contraction qui ne se propage plus et persiste un certain temps. C'est ce que Schiff a appelé la *contraction idio-musculaire*.

La contraction musculaire est accompagnée de phénomènes chimiques et notamment, comme nous le savons, d'un dédoublement du glucose et d'une hydratation du glycogène ; il se produit, en outre, des oxydations qui aboutissent à CO^2. Dans l'autophagie, on trouve encore de la créatine, de la créatinine et de l'urée, car le muscle, tout en n'utilisant jamais que les hydrates de carbone qui en résultent, se nourrit en dédoublant les albuminoïdes. Normalement, d'autres phénomènes paraissent se produire. L'assimilation du muscle semble aboutir à du *myosinogène*, lequel, à la période de destruction et sous l'influence d'un ferment, donne, comme l'a montré Kühne, une globuline coagulable, la *myosine*, analogue à la fibrine ; mais ces phénomènes sont encore fort mal connus.

La *rigidité cadavérique* est due à la coagulation de la myosine ; c'est un phénomène constant qui débute quelque temps (de trois à six heures) après la mort et dure jusqu'au moment de la putréfaction, qui liquéfie la myosine. La rigidité est donc un phénomène de destruction. Son établissement, qui rend les muscles durs, tendus, sans flexibilité, est retardé par le froid, par la section des nerfs moteurs (Eiselsberg et Bierfreund), avancé, au contraire, par l'anémie (des injections de sang oxygéné peuvent rendre au muscle sa souplesse), la chaleur (bien que le cadavre rigidifié puisse se réchauffer après la

mort, comme dans le choléra, la rage, le tétanos) et surtout par l'accumulation des substances R, et particulièrement des poisons musculaires. C'est pourquoi, chez les êtres fatigués, épuisés, surmenés, la rigidité apparaît très vite. Le moment de son apparition varie également avec les espèces ; en général, elle est plus tardive chez les hétérothermes que chez les homœothermes; cependant, certains poissons deviennent rigides aussitôt qu'ils sont morts. Ajoutons, enfin, pour terminer, que la rigidité est un bon critérium de la mort. On ne peut, en effet, la confondre avec l'état des muscles dans la contracture ou la catalepsie, car alors le muscle produit son bruit spécial et réagit aux courants électriques, tandis que le muscle mort est silencieux et immobile[1].

3° Production d'énergie.

Les phénomènes essentiels de la vie sont des réactions chimiques; ils aboutissent donc, comme toutes les réactions chimiques, à une absorption ou à un dégagement d'énergie sous ses diverses formes, chaleur, travail, électricité, lumière, etc. C'est ce que l'on constate notamment dans la contraction musculaire et, en général, dans toutes les manifestations de l'irritabilité. Les phénomènes chimiques initiaux de la contraction musculaire se traduisent par un changement de forme, qui est nécessairement accompagné d'un certain travail mécanique et, par suite, d'un dégagement de chaleur. Ce sont les conditions de cette production d'énergie par les organismes que nous allons maintenant étudier, comme conséquence immédiate de l'irritabilité, propriété des protoplasmas vivants.

A. *Production de chaleur.* — La réaction de synthèse est une réaction endothermique et nous avons, à plus d'une reprise, montré que les oxydations qui se produisent dans l'organisme

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 599.— Cf. aussi Brouardel, *la Mort et la Mort subite.*

ne font que fournir l'énergie que réclame la synthèse assimilatrice. Quand ces oxydations font défaut ou sont insuffisantes, l'énergie nécessaire est empruntée, comme chez les plantes vertes, à une source extérieure; et il est probable que cette source leur apporte plus d'énergie utile que les oxydations organiques, puisque les plantes vertes réalisent la synthèse totale des matières plastiques, alors que les autres êtres en sont incapables. On ne connaît pas la valeur endénergétique (entropie de Clausius) de la synthèse assimilatrice, mais sa valeur endothermique paraît peu considérable, d'autant plus que la chaleur n'est pas la forme d'énergie que la synthèse utilise de préférence et que cette chaleur est, non l'origine, mais la fin du travail physiologique. Il en résulte, d'une part, que la synthèse assimilatrice peut s'opérer dans des conditions de température assez basse et, d'autre part, que l'énergie non utilisée par la synthèse apparaît extérieurement, en tout ou en partie, sous forme de chaleur. D'où deux questions : Quelles sont les températures physiologiques et leurs variations? Quelles sont les causes de la production de chaleur?

a. *Températures des êtres vivants.* — Au point de vue thermique, on divise les êtres en deux groupes : les *homœothermes*, qui ont une température propre, adaptative, presque invariable, est les *hétérothermes*, qui suivent, en général, de plus ou moins loin, et dans certaines limites, les variations de la température extérieure. Au dernier groupe appartiennent non seulement les animaux dits à sang froid et les invertébrés, mais aussi les plantes.

Seuls, les mammifères et les oiseaux sont homœothermes; leur température varie, pour les premiers, de + 25° C. (ornithorynque) et 30° (échidné) à 37°,5 (homme), 38° (singe) et 39°,7 (bœuf, porc), et pour les seconds, de + 40°,6 (palmipèdes plongeurs) à 43° (poule)[1]. Au surplus, chez un même individu, cette température n'est pas rigoureusement constante. Elle va-

1. Richet, *la Chaleur animale* (*Bibliothèque scientifique internationale*).

rie, normalement, avec le lieu du corps et certaines conditions extérieures, et, anormalement, avec les influences pathologiques. Au point de vue du lieu, les températures périphériques sont plus basses que celles des régions profondes, et celles des extrémités que celles du tronc, et les régions profondes peuvent, à leur tour, suivant Cl. Bernard, se partager en trois zones, d'après la température du sang : la zone périphérique où le sang veineux est plus froid que le sang artériel; la zone centrale où le sang veineux est plus chaud que le sang artériel, et enfin la zone pulmonaire où le sang artérialisé des veines pulmonaires est moins chaud que le sang noir des artères. Il faut aussi mentionner des variations rythmiques quotidiennes, que Jurgensen, Billet et Richet ont mises en évidence. D'après ces auteurs, il y a, chez l'homme, par vingt-quatre heures, un minimum de température à quatre heures du matin (36°,5) et un maximum à quatre heures du soir (37°,5). D'après Richet, cette variation rythmique ne tiendrait ni à la digestion, ni à la température ambiante, ni au travail musculaire, mais aurait une origine nerveuse. Dans ce cas, il faudrait peut-être faire intervenir l'accumulation des substances R, comme dans la périodicité du sommeil, car nous avons noté que, chez les gens qui travaillent la nuit et reposent une partie du jour, l'heure du maximum et du minimum thermiques change sensiblement. Enfin la température est un peu plus élevée chez le fœtus (de 5 à 10 dixièmes de degré, d'après Roger) et un peu plus basse (3 à 4 dixièmes de degré, d'après Charcot) chez le vieillard que chez l'adulte.

Au point de vue des conditions extérieures, l'alimentation n'agit pas d'une manière notable, car le repas du soir n'empêche pas la chute de température qui débute à quatre heures de l'après-midi. Néanmoins on constate parfois, après un repas copieux, une vaso-dilatation périphérique. Dans l'inanition, la température baisse tout d'abord, puis se maintient ensuite stationnaire, et ce n'est que peu avant la mort qu'elle subit une chute brusque et accusée.

Les variations de la température ambiante ne modifient pas

non plus très notablement, chez les homœothermes, la température physiologique. Mais quand ces variations atteignent une certaine amplitude, des phénomènes de régulation, d'origine synergétique et nerveuse, interviennent pour y parer. Quand la température s'élève, la régulation suractive les causes de déperdition de chaleur par la dilatation des vaisseaux cutanés et périphériques, la sudation et l'évaporation cutanée et enfin l'évaporation pulmonaire, surtout chez les animaux dépourvus de sueur, où il y a une accélération du rythme respiratoire (*polypnée thermique* de Richet). Naturellement, dans ce cas, la circulation et l'état hygrométrique de l'air facilitent ou empêchent l'évaporation et par conséquent le rayonnement. Quand la température s'abaisse, la régulation nerveuse agit en sens inverse; les terminaisons sensitives thermiques agissent par réflexe sur les autres et déterminent, comme le pense Pflüger, une vaso-constriction périphérique; en outre, il y a augmentation de l'intensité des échanges respiratoires, et réaction nerveuse sur le système musculaire, réaction indiquée par le tremblement et le *frisson*. Enfin, contre les variations saisonnières, l'homœotherme adapté réagit en augmentant ou en diminuant l'épaisseur de son revêtement et du panicule graisseux sous-cutané.

Les influences pathologiques déterminent des oscillations beaucoup plus importantes de la température physiologique. Chez l'homme, ces oscillations sont *fébriles*, quand elles dépassent 38°; *algides*, quand elles sont inférieures à 36°. Les oscillations fébriles sont déterminées par l'*insolation* ou coup de chaleur (42° et plus), la contraction tétanique (jusqu'à 44°,75, d'après Wunderlich), les lésions traumatiques des centres céphalo-rachidiens, et enfin les maladies infectieuses et les fièvres. La *fièvre* ou *hyperthermie* est une rupture de la régulation. Traube croit qu'elle est due à la constriction des vaisseaux périphériques et à la suppression de l'évaporation cutanée, c'est-à-dire à une diminution de la perte de chaleur par rayonnement. Mais les observations de Regnard, de Richet et de Langlois montrent que, en réalité, il y a augmentation des

combustions profondes, sous l'influence des toxines ou des poisons. Mais, comme ces combustions entraînent une augmentation des échanges respiratoires, il s'ensuit que la fièvre est un *cercle vicieux* (Ch. Richet) et qu'elle tend à s'accroître elle-même. Tous les poisons ne sont pas hyperthermisants, comme la strychnine, la vératrine, la cocaïne, beaucoup de toxines et, en général, les convulsivants. Les anesthésiques, la morphine, le curare, les poisons curariformes amènent, au contraire, l'*hypothermie*, en diminuant ou en supprimant les contractions musculaires et en agissant sur le système nerveux et les vasomoteurs. L'hypothermie peut aussi être déterminée par le froid excessif extérieur (bains froids), les traumatismes, certaines affections cutanées, etc.

Les hétérothermes n'ont pas de système régulateur et se mettent par conséquent en équilibre avec la température ambiante ; mais cet équilibre n'est pas rigoureux, il y a presque toujours un léger excès de la température physiologique, excès qui est de 2 degrés pour la grenouille, 1 pour le lézard, 2 à 3 pour les serpents, 5 pour la vipère, un demi à 2 degrés pour les poissons, 0,1 pour les mollusques, 0,5 pour le hanneton, etc. Chez les insectes, qui consomment proportionnellement autant d'oxygène que les homœothermes, on constate parfois un excès de 10 degrés (Girard), mais cette température est limitée au thorax. Toutefois, cet excès est le résultat d'un équilibre qui ne s'établit que lentement et ne suit que de loin les variations thermiques extérieures, de telle sorte que, comme l'a montré Richet, les hétérothermes sont plus froids quand la température monte, et plus chauds quand elle baisse. Les écarts de température que ces animaux peuvent ainsi subir sont considérables[1], ce qui prouve que les réactions de synthèse sont conditionnées plutôt par la forme de l'énergie dont elles ont besoin que par la température même à laquelle elles s'accomplissent.

1. De Varigny, *les Températures extrêmes dans la vie des espèces* (*Revue scientifique*, 1893, premier semestre, p. 641 et suiv.).

Les végétaux sont des hétérothermes plus parfaits que les animaux correspondants, car ils suivent plus rigoureusement les variations de la température. Cependant les arbres des régions froides paraissent conserver, dans les tissus profonds, une température égale ou peu inférieure à zéro, puisque ces tissus ne se détruisent pas. D'autre part, certains organes, et surtout les organes floraux qui respirent activement présentent, au moment de la pollinisation, un excès de température très sensible (arums, cycadées, etc.) qui peut aller jusqu'à 7 et 8 degrés. Il faut ajouter d'ailleurs que l'active évaporation, dont les feuilles sont le siège, tend à abaisser la température propre de ces organes, fait qui corrobore ce que nous avons dit précédemment de l'entropie de la réaction synthétique.

Certains homœothermes se rapprochent des hétérothermes; ce sont, d'une part, les animaux *hibernants* (ours, marmotte, loir) qui s'endorment sous l'influence d'un abaissement de la température extérieure, et leur température physiologique s'abaisse elle-même beaucoup pendant ce sommeil, et d'autre part les nouveau-nés des mammifères qui ne peuvent lutter contre le refroidissement, possédant un petit volume, et n'ayant ni toison ni système régulateur, et qui ont cependant besoin, en raison des conditions de leur développement, d'une température élevée.

Quelle est l'origine du système régulateur? Ce système résulte évidemment d'une différenciation synergétique. Quinton suppose que ce système s'est établi chez les animaux qui ont apparu depuis que la terre s'est sensiblement refroidie par rayonnement. Les plus anciens mammifères. géologiquement (monotrèmes), ont en effet une température inférieure à celle des plus récents (hommes, chiens). Quant aux hétérothermes, ils ont suivi l'abaissement de la température, l'adaptation leur étant sans doute plus facile que la différenciation d'un système régulateur; mais l'excès de température qu'ils manifestent semble d'autant moins négligeable qu'ils se rapprochent phylogénétiquement de l'époque où apparurent les homœothermes. Cette hypothèse se heurte à maintes diffi-

cultés; pourtant elle a un mérite, celui de rappeler un facteur que les physiologistes oublient souvent : les variations des conditions de vie durant l'évolution géologique.

b. *Thermogenèse.* — Nous avons indiqué brièvement les causes de la thermogenèse ; mais il importe d'y revenir plus en détail, surtout chez les homœothermes où la différenciation de l'appareil régulateur est en rapport avec l'adaptation des éléments histologiques à une température à peu près invariable. Tous les éléments histologiques (glandes, éléments nerveux, etc.) de ces animaux produisent, quand ils fonctionnent, de la chaleur, mais ce sont les muscles qu'il faut placer de beaucoup au premier rang. C'est pourquoi l'on dit que le système musculaire est le principal appareil producteur de la chaleur animale. En effet, le muscle est, de tous les tissus, celui qui fournit le plus de CO^2, et bien que le dégagement de CO^2 ne soit pas en rapport direct avec l'absorption de l'oxygène, il n'en indique pas moins une combustion. Les chiffres suivants, empruntés à Richet, donnent la quantité de CO^2 dégagée par différents tissus en tenant compte de leur poids respectif :

Muscles	77,0
Viscères	6,5
Graisse	5,5
Squelette	5,0
Cerveau	3,1
Sang	3,0

Les trois quarts de la chaleur produite sont donc bien attribuables aux muscles. Reste à savoir si cette chaleur provient immédiatement du travail chimique proprement dit ou du travail physiologique.

Tout d'abord, Becquerel et Breschet, Helmholtz et plus récemment Chauveau, ont prouvé que le muscle en activité produit plus de chaleur que le muscle au repos. Waller a attribué cette chaleur à la vaso-dilatation, car, dans un muscle dont on a ligaturé les vaisseaux, il n'y a presque plus d'élévation thermique, mais cette interprétation est erronée, puisque, dans

ce cas, il y a anémie et par conséquent absence des substances Q, rétention des substances R, bref, suppression à peu près totale des échanges chimiques. Béclard, d'autre part, a montré qu'un muscle travaillant effectivement (travail dynamique) dégage moins de chaleur qu'un muscle qui se contracte à vide (travail statique). Fick a confirmé les observations de Béclard en notant, en premier lieu, que le relâchement du muscle (préalablement contracté) donne un dégagement de chaleur plus considérable que la contraction même, et, en second lieu, que le muscle tétanisé en donne un moins intense que celui qui subit des secousses isolées. Danilewsky, enfin, a indiqué que, dans certains cas, la contraction produit un refroidissement et que le muscle fatigué, incapable de se contracter, s'échauffe quand on l'excite. Que conclure de tous ces faits, sinon que, conformément aux lois de la transformation de l'énergie, le travail chimique se transforme en chaleur interne, laquelle peut à son tour se transformer, en tout ou en partie, et selon le travail fourni, en chaleur sensible, comme l'indique l'équation suivante :

Énergie chimique = chaleur = chaleur dégagée + travail.

Dès lors « on comprend très bien qu'il y ait une relation inverse entre la chaleur et le travail et que l'échauffement soit moindre là où le travail est plus grand, puisque le travail ne peut s'effectuer qu'aux dépens de la chaleur dont une partie se transforme en ce travail. On comprend aussi que le muscle en travail produise plus de chaleur qu'au repos, et le muscle au repos plus de chaleur que le muscle paralysé, puisque le travail chimique, la respiration, la consommation de glycogène et la circulation sont plus actifs dans le muscle agissant que dans le muscle inactif[1]. »

Mais cette théorie thermo-dynamique a soulevé certaines objections capitales, empruntées aux expériences de Heidenhain et aux considérations mécaniques de A. Gautier.

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 605.

Heidenhain, en effet, a montré que, à travail égal, un muscle frais dégage plus de chaleur qu'un muscle fatigué et que, de deux excitations consécutives d'un même muscle, exécutant le même travail, la première donne plus de chaleur que la seconde, — alors que ce devrait être l'inverse. Quant à A. Gautier[1], il part du théorème de Carnot et démontre que si le travail provenait d'une transformation de la chaleur, le muscle devrait se refroidir bien au-dessous de zéro, ce qui est contraire à l'observation. Il en conclut donc que « la chaleur ne se change pas en travail et que ce n'est pas par cet intermédiaire que le potentiel chimique produit la force et l'énergie mécanique ».

Ces objections ont inspiré à Chauveau une autre théorie, en vertu de laquelle le travail ou l'énergie chimique se transforme en travail physiologique, lequel, à son tour, apparaît en totalité sous forme de chaleur, quand il reste interne, en partie seulement et proportionnellement, quand il s'accompagne de travail mécanique extérieur. La chaleur, ainsi, dériverait, non de l'énergie chimique, mais du travail physiologique auquel aboutit cette énergie, comme l'indique l'équation suivante :

$$\text{Énergie chimique} = \text{travail physiologique} = \left\{ \begin{array}{l} \text{chaleur sensible} \\ + \text{travail mécanique.} \end{array} \right.$$

« La chaleur, dit Chauveau[2], n'apparaissant jamais que comme une fin dans la série des transformations de l'énergie, chez les êtres vivants, on ne saurait considérer, au moins dans les conditions normales, la chaleur sensible des tissus comme apte à redevenir directement du travail physiologique. Elle affecte, au contraire, le caractère d'une *excrétion*. Cette chaleur sensible, transformation finale du travail physiologique, est suffisante pour maintenir constante, dans toutes les conditions du repos et de l'activité, la température du corps des animaux à sang chaud. »

1. *Chimie biologique*, p. 317-318.
2. *Le Travail musculaire et l'énergie qu'il représente* (*Revue scientifique*, 1891, premier semestre, p. 805 et suiv.).

La théorie de Chauveau concorde avec ce que la loi de l'assimilation fonctionnelle permet de prévoir. La synthèse assimilatrice et le fonctionnement qui l'accompagne représentent en effet le travail physiologique. A la condition n° 1, c'est donc l'ampleur de l'assimilation fonctionnelle qui règle le dégagement de chaleur; voilà pourquoi, dans un muscle *in situ*, dont les contractions sont suffisamment espacées pour permettre l'élimination des substances R, la chaleur augmente en même temps que le travail effectué, car il y a synthèse assimilatrice croissante. Voilà pourquoi un muscle tétanisé ou dont les excitations sont trop rapides donne moins de chaleur qu'un muscle qui se contracte par secousses isolées, puisque, dans ce cas, en vertu de l'accumulation des substances R, la synthèse assimilatrice est décroissante. Mais à la condition n° 2, le travail physiologique n'existe plus; il n'y a ni synthèse assimilatrice, ni fonctionnement, et la chaleur qui apparaît, par exemple dans un muscle fatigué qu'on excite, ainsi que l'a signalé Danilewsky, est le résultat immédiat et direct des modifications purement chimiques et de l'ébranlement moléculaire déterminés par l'excitant. Cette interprétation, cela va sans dire, est également applicable à tous les plastides, à la condition n° 1 comme à la condition n° 2.

Quelle est maintenant la quantité de chaleur normalement dégagée par les organismes? En ce qui concerne les plantes et les animaux hétérothermes, nous ne possédons pas de chiffres certains; mais nous sommes un peu mieux fixés en ce qui concerne les homœothermes. Nous avons déjà donné (p. 233) la quantité de calories produite par kilogramme et par heure par certains mammifères et oiseaux; ces données sont complétées par le tableau suivant (p. 500).

Cette production de chaleur varie, comme nous l'avons déjà dit, avec l'intensité du fonctionnement musculaire, avec le degré de la température extérieure et avec la taille. En ce qui concerne la température extérieure, d'Arsonval et Richet ont montré que les homœothermes ne suivent pas rigoureusement la loi de Newton et qu'il existe pour eux un optimum

(+ 14° C.) en deçà et au delà duquel le dégagement de chaleur diminue. L'influence de la nature des téguments, enfin, est très réelle, mais elle est masquée par la taille. Pour la mettre en évidence, il suffit de calculer le dégagement de chaleur, non plus par unité de poids, mais par unité de surface (p. 241) comme l'indiquent les chiffres suivants empruntés à Langlois et de Varigny.

	Calories par unité de surface.
Animaux à fourrure épaisse (lapin)........	10,0
— — maigre (chien)........	14,4
— à peau nue (enfant).............	16,2
— à plumes (canard)...............	12,0

	POIDS.	CALORIES PAR 24 HEURES.
Homme........................	62k,000	2 678,0
Chien........................	10 ,000	768,0
Enfant.......................	7 ,500	720,0
Oie..........................	3 ,250	273,0
Chat.........................	1 ,700	183,6
Poule........................	1 ,500	205,2
Pigeon.......................	0 ,300	75,6
Moineau......................	0 ,020	17,28

B. *Production de travail mécanique.* — La contraction et le raccourcissement qui s'ensuit déterminent les déplacements qu'exécutent les organismes. Ces déplacements sont locaux ou généraux, c'est-à-dire changent seulement une partie du corps (membres par exemple) ou le corps entier de place. Chez les protozoaires et quelques animaux inférieurs, les cils et les flagellums sont les organes du mouvement général; chez les métazoaires complexes, ce sont essentiellement les muscles, parce que seuls ils possèdent la propriété de changer notablement de dimension sous l'influence de l'excitation.

Mais pour que ce changement de dimension produise son maximum d'effet, il faut que le muscle soit lié à des pièces

rigides, dont les unes sont immobiles par rapport au muscle (puissance), et les autres, mobiles (résistance). Les muscles sont donc des leviers qui prennent leur point d'appui sur d'autres pièces rigides. L'ensemble de ces pièces constitue le squelette, qui est interne chez les vertébrés, externe chez les invertébrés (coquille des mollusques, carapace des arthropodes, etc.). Quelquefois, cependant (vers), il n'y a pas de squelette visible, et la résistance du milieu sert de point d'appui immédiat, comme il sert de point d'appui médiat pour la marche, la course, le vol, la natation ou la reptation des animaux supérieurs.

Les mouvements les plus simples sont des phénomènes synergétiques, car un grand nombre de muscles entrent en jeu et, non seulement ceux qui sont en rapport direct avec le mouvement exécuté, mais encore les *muscles antagonistes*, les extenseurs, par exemple, en même temps que les fléchisseurs et réciproquement. Il y a ainsi une équilibration et une action régulatrice des mouvements généraux (locomotion) exercées par le système nerveux. Cette influence est d'ailleurs réflexe ou volontaire et elle semble à son tour avoir sa source dans l'excitation des centres par les impressions périphériques qui atteignent et les nerfs sensitifs musculaires (sensibilité musculaire) et les nerfs tactiles, optiques et auditifs (canaux semi-circulaires de l'oreille interne).

L'exécution des divers mouvements équivaut à la production d'un certain travail. Puisque le muscle en se contractant, même à vide, exécute un travail, il doit disposer d'une certaine force. Weber a montré que, en général, cette force est proportionnelle au nombre des fibres musculaires, mais certaines influences la modifient. Ainsi Rosenthal a prouvé qu'un muscle de grenouille qui ne supporte que 400 grammes par une excitation isolée en peut supporter 1 000 quand les excitations sont plus fortes et se suivent à intervalles convenables, ce qu'explique l'assimilation fonctionnelle. Pour une surface de section de 1 centimètre carré, le muscle de grenouille supporte 3 kilogrammes, celui de l'homme, 5. Mais, pour un même groupe

de muscles, cette force varie avec l'intensité de l'excitation nerveuse. D'où l'augmentation de force qui accompagne chez l'homme, par exemple, la colère, la peur, etc. Camerano[1] a donné les chiffres suivants comme exprimant la force absolue du muscle chez différents animaux, d'après le poids maximum soulevable par un centimètre carré de section.

Hommes	7 902	grammes.
Mollusques lamellibranches	4 545	—
Grenouille	2 000	—
Crustacés	1 841	—

Ces chiffres montrent que les vertébrés ont une force supérieure absolue aux invertébrés, mais que ces derniers l'emportent cependant si l'on compare leur force au poids de leur corps.

En effet, beaucoup de petits animaux, les fourmis notamment, déploient une force considérable. Un hanneton peut soulever 67 fois le poids de son corps, tandis qu'un cheval n'en peut porter que les deux tiers. Un hanneton est donc, par rapport au poids du corps, 100 fois plus fort qu'un cheval. Fredericq a calculé que si notre force était correspondante, nous pourrions jongler avec des poids de 6 000 kilogrammes. Les mollusques développent également une force considérable; l'abducteur de leurs valves peut supporter jusqu'à 500 fois le poids de l'animal. C'est ainsi que l'huître supporte 17 kilogrammes. Les muscles de la pince du crabe commun déploient une force de 2 kilogrammes et d'autres crustacés sont dans le même cas.

On sait que le travail produit par les végétaux en développement est encore plus considérable, puisqu'une citrouille peut ainsi soulever jusqu'à 2 500 kilogrammes. Mais, l'effort énorme a ici pour cause la pression osmotique et la turgescence conséquente. Il n'y a donc aucun rapport direct entre ce travail et celui que les animaux exécutent par la contraction de leurs muscles. C'est pourquoi nous ne faisons que le mentionner.

1. *Archives italiennes de biologie*, t. XVII, p. 212.

Ajoutons enfin que l'effet utile maximum est obtenu, comme Rosenthal l'a montré pour les grenouilles, avec une excitation et un poids moyens. Ainsi, si le travail maximum est de 1 avec un poids de 150 grammes il n'est plus que de 0,6 avec un poids de 750 grammes. De plus l'intensité de l'excitation, comme nous l'avons dit, influe sur le travail. Avec un même poids, une excitation juste suffisante donnera un travail médiocre, une excitation forte, un travail considérable. Mais, quand l'excitation et le poids sont moyens, la quantité de travail que peut fournir le muscle avant d'être fatigué est beaucoup plus élevée. Ainsi Kronecker a montré qu'un muscle de grenouille peut soulever jusqu'à 2700 fois de suite un poids de 20 grammes, tandis qu'il est beaucoup plus rapidement épuisé avec un poids de 100 grammes [1].

Quelle est la valeur du travail produit? Nous savons que le travail physiologique se traduit en travail mécanique et en chaleur. Or, le travail physiologique dépend de l'utilisation des substances Q et par conséquent des aliments fournis. Comme nous l'avons vu précédemment (p. 240 et 255), il y a donc un rapport entre la ration alimentaire et la production de travail. Nous ignorons ce rapport chez les hétérothermes. Chez les homœothermes, et spécialement chez les animaux domestiques, il faut, la ration d'entretien acquise, 100 d'aliment pour produire 60 de travail. En convertissant les calories de la ration en kilogrammètres, on voit que la ration de l'homme équivaut à 1 105 000 kilogrammètres, et celle du cheval à 2 000 000. Mais le rendement utile de ces rations, bien que supérieur à celui de la machine industrielle (puisqu'il y a travail physiologique), est encore faible. Helmholtz l'estime à 25 pour 100; Gautier, à 20; Richet et Henriot, à 12; Grandeau et Leclercq, à 25; Müntz, à 26, pour les animaux de trait. Il en résulte que la valeur du travail mécanique utile serait par jour de 150 à 200 000 kilogrammètres pour l'homme et de 500 000 à 600 000 pour le cheval. Mais, en ce qui concerne l'homme par-

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 566.

ticulièrement, ces chiffres paraissent trop élevés, comme le croient Richet et Henriot. Il résulte, en effet, des recherches de Frantz Ritter[1], sur des terrassiers, des ouvriers et des manœuvres, que la valeur du travail est en moyenne de 127 000 kilogrammètres seulement, ce qui concorde assez bien avec le rapport 12 pour 100, ci-dessus indiqué.

C. *Production d'électricité.* — Nous avons déjà vu que la constitution de la cellule rappelle grossièrement, par l'alternance des matières et de leur réaction, une pile de Volta, et que, quand de tels arrangements viennent à changer de forme, des phénomènes électriques apparaissent en vertu du principe de l'électrotonus capillaire. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que tous les plastides en activité produisent un faible dégagement d'électricité, comme on le constate, par exemple, dans les éléments glandulaires. Chez certains plastides différenciés, et par suite de leur constitution propre, ce dégagement devient plus notable, tels sont les muscles et les nerfs; enfin, certains organes apparaissent, résultat d'une différenciation plus avancée encore, comme des producteurs très énergiques d'électricité. Cette électricité se déperd sous forme d'une décharge plus ou moins puissante, qui constitue ainsi un moyen d'attaque et de défense. Tels sont les organes électriques de divers poissons, gymnote, torpille, malaptérure, raies, etc.

Dans les muscles, on constate des *courants de repos* et des *courants d'activité.* Mais, d'après d'Arsonval, le mécanisme de la production de ces deux sortes de courants est différent. Dans le courant du repos, la surface musculaire est positive par rapport à la section, qui est négative, et la tension positive est d'autant plus forte que l'on se rapproche davantage de l'équateur du muscle, la tension négative qu'on se rapproche du centre de la surface de section. Hermann croit que ces courants n'existent pas dans le muscle normal et qu'ils ne se produisent que lorsqu'il a été lésé d'une manière quelconque. Le courant d'activité est moins fort et semble de sens opposé;

1. *Zeitsch. der Vereines deutscher Ingenieure*, 1894.

c'est pourquoi Dubois-Reymond lui a donné le nom de *variation négative*. D'après Helmholtz et Bernstein, le courant d'activité coïncide avec la période latente et se propage avec la même vitesse que l'onde musculaire, chaque excitation déterminant une variation négative unique. Hermann avait attribué la variation négative au dégagement d'électricité des glandes de la peau, mais cette interprétation est inadmissible dans beaucoup de cas.

Les phénomènes électriques des nerfs sont analogues à ceux des muscles. Mendelsohn y a signalé des courants de repos très faibles et Dubois-Reymond des courants d'activité. Toutefois, la force des courants est plus faible dans les nerfs (0.016 à 0.022 volts) que dans les muscles (0.035 à 0.075). Le passage de l'excitation électrique détermine dans les nerfs une modification appelée *electrotonus*, par suite de laquelle l'excitabilité est diminuée du côté de l'anode (pôle positif) et augmentée du côté de la cathode (pôle négatif). Le nerf est alors en état électrotonique; mais, au moment de la rupture du courant, un phénomène inverse se produit. Il faut ajouter que, pendant le passage du courant continu, il se produit des actions électrolytiques qui modifient les résultats. De plus, on doit tenir compte de l'intensité du courant, de sa direction, de sa durée, etc. Pflüger, qui a étudié ces diverses influences, a consigné le résultat de ses expériences dans ses *lois des secousses*. Ajoutons enfin que, dans le nerf vivant, la gaine est positive et le centre négatif, et que le courant s'affaiblit quand le nerf est excité; il y a, en même temps, un faible dégagement de chaleur.

Quelques animaux ont des organes électriques différenciés; ceux des insectes sont mal connus; ceux des poissons (gymnote, torpille, etc.) le sont assez bien. Ces derniers consistent, chez la torpille, par exemple [1], en prismes hexagonaux accolés dont les grands axes parallèles sont dirigés du dos vers le

1. Ch. Richet, *les Poissons électriques* (*Revue scientifique,* 1881, deuxième semestre, p. 582 et suiv.).

ventre de l'animal. Chaque prisme est partagé, perpendiculairement à son grand axe, en une multitude d'alvéoles, par des cloisons intérieures gélatineuses. D'Arsonval estime que, chez la torpille, où il y a deux organes, on trouve 470 prismes par organe et 2000 alvéoles par prisme. Suivant Ranvier, chaque alvéole est constitué, à la partie inférieure, par une couche sombre analogue au disque anisotrope du muscle strié et à laquelle aboutit une terminaison nerveuse, et à la partie supérieure par une couche hyaline, aqueuse, non innervée, et analogue au disque isotrope. La décharge que donne cet appareil (15 à 20 volts) tue les poissons et paralyse un cheval, mais elle est inoffensive pour les animaux de même espèce. Elle est volontaire et son centre est dans le lobe électrique du cerveau; elle peut être totale quand ce centre ou tous les nerfs qui en dérivent sont excités, partielle si l'excitation ne porte que sur certains filets nerveux. Toutefois, l'excitation d'un point quelconque du corps peut amener la décharge, et cette action paraît persister quand les centres nerveux ont été enlevés. Il y a donc réflexe, mais son mécanisme est inconnu. Suivant Marey, la décharge consiste en une série de décharges élémentaires, toutes dans le même sens et se succédant à 1 centième de seconde; leur nombre et leur force diminuent à mesure que l'animal se fatigue, mais il est peu probable que l'électricité s'accumule lentement dans l'appareil électrique, comme l'admettent quelques auteurs.

Quel est le mécanisme de la production d'électricité? La plupart des auteurs la regardent comme une conséquence des phénomènes chimiques des tissus. D'Arsonval fait intervenir la constitution propre des organes électriques et estime que la cause essentielle de la production d'électricité réside dans les modifications de la tension superficielle. « Considérons, dit d'Arsonval[1], un globule de mercure plongé dans l'eau acidulée et relié à une des bornes d'un galvanomètre par un fil isolé du

1. *Production d'électricité par les êtres vivants* (*Revue scientifique*, 1891, deuxième semestre, p. 10).

liquide acidulé, l'autre borne communiquant à une masse de mercure située dans la même eau acidulée. Si nous venons à déformer mécaniquement le globule de mercure, nous savons que cette déformation s'accompagnera de la production d'un courant (expérience de Lippmann). Si la surface du globule augmente, il devient positif; si elle diminue, il devient négatif par rapport au liquide extérieur. Supposons maintenant que ce globule de mercure soit *spontanément déformable*[1], et que d'étalé qu'il était, il tende à devenir sphérique, c'est-à-dire que sa surface diminue; dans ce cas, il deviendra négatif. Un globule de protoplasma nageant au sein d'un plasma liquide réalise ces conditions; s'il se contracte, il devient négatif. C'est en effet ce que l'expérience montre avec tous les tissus contractiles. Un point musculaire excité est négatif par rapport à la substance musculaire non excitée. » Les conditions nécessaires à la production de ces phénomènes se trouvent réunies dans les organes électriques et dans les muscles, puisqu'il y a contact entre deux surfaces non miscibles, l'une claire et isotrope, l'autre sombre et anisotrope, cette dernière augmentant au moment de la contraction. D'Arsonval attribue donc la variation négative à la déformation mécanique qui se produit au niveau de la surface de contact des disques clairs avec les disques sombres. S'il en est vraiment ainsi, si la variation négative, le courant d'activité, est bien le résultat du changement de tension superficielle qui accompagne la contraction, la vitesse de propagation de l'onde négative doit évidemment être la même que celle de la propagation de l'onde musculaire, et c'est en effet ce que l'expérience vérifie. De même la variation de tension superficielle se produit dans le muscle avant que la masse du muscle se raccourcisse, comme l'a constaté Ranvier, et la production d'électricité qui résulte de cette variation de la tension superficielle a lieu antérieurement aussi à la contraction; on a vu en effet que l'électricité se manifeste

1. En réalité, il ne l'est pas, comme nous le savons (p. 462 et suiv.).

pendant la période latente. La théorie de d'Arsonval cadre donc avec les faits observés.

D. *Production de lumière.* — La production de lumière est très répandue chez les végétaux et les animaux. Certains phanérogames (capucine, souci, œillet, soleil, etc.) donnent des lueurs phosphorescentes au moment de la floraison, mais cette phosphorescence n'apparaît que dans les parties dépourvues de chlorophylle (pétales) et plus particulièrement quand ces pétales sont colorés en jaune. Chez les cryptogames, ce phénomène est très fréquent. L'agaric de l'olivier est même entièrement lumineux, mais il cesse de briller dans les gaz inertes et quand il meurt. Toute une famille d'algues, les *Photobactériacées*, produisent de la lumière. Ces bactéries vivent dans la mer, tantôt isolées, tantôt en symbiose avec des poissons, des crustacés, des céphalopodes, dont quelques-uns ne doivent leur luminosité qu'à la présence de ces bactéries photogènes. Giard, en effet, a montré [1] que lorsqu'on injecte une culture de ces bactéries à un animal, on lui communique la propriété d'émettre de la lumière. C'est de la sorte qu'on peut expliquer les *viandes lumineuses*.

R. Dubois a récemment étudié [2] les animaux lumineux, qu'il retrouve, en grand nombre, dans tous les embranchements. Parmi les protozoaires, la noctiluque est la plus remarquable; elle est répandue à profusion dans la mer et y cause le phénomène de la phosphorescence. Le protoplasma de ce petit organisme présente des granulations arrondies, douées d'une réfringence spéciale et qui deviennent lumineuses sous l'influence d'une excitation physique, chimique ou mécanique. R. Dubois a retrouvé ces granulations dans tous les organes lumineux, et il leur attribue un rôle essentiel dans la photogenèse. Parmi les autres animaux lumineux, il faut citer, chez les cœlentérés, des polypiers, des pennatules et certaines

1. *Animaux et Végétaux lumineux* (*Revue scientifique*, 1890, premier semestre, p. 29).

2. *La Lumière physiologique* (*Revue générale des sciences*, 1894, p. 415 et suiv.).

méduses (Pélagie), dont les cellules photogènes de l'ectoderme se désagrègent en laissant aux doigts un mucus lumineux; chez les échinodermes, quelques étoiles de mer et quelques ophiures; chez les vers, plusieurs annélides et notamment un lombric, le ver de terre lumineux; chez les crustacés, certains crabes (Mysis) qui ont l'œil entouré d'un cercle lumineux; chez d'autres, l'organe photogénique a une structure à peu près comparable à celle de l'œil, et R. Dubois pense qu'il peut cumuler les deux fonctions; chez les myriapodes, un grand nombre d'espèces et notamment une sorte de mille-pattes, abondant dans le midi de la France, en automne; chez les mollusques, des céphalopodes, des gastéropodes (Æolis, Philirrhoë) et surtout un lamellibranche, la Pholade dactyle, dont le mucus, abondant en granulations, donne une lumière bleuâtre; chez les tuniciers, les pyrosomes, les appendiculaires et ascidies coloniales qui jettent des lueurs diversement colorées; enfin chez les vertébrés, certains poissons des profondeurs abyssales possèdent des organes photogéniques placés tantôt près des yeux, tantôt dans une autre région du corps.

Mais c'est surtout chez les insectes que la fonction photogénique est accusée et particulièrement chez le *lampyre* ou ver luisant, mâle ou femelle. « Dans l'organe mâle, dit R. Dubois, on distingue deux couches: l'une blanchâtre, opaque, crayeuse, formée de granulations cristalloïdes très réfringentes; l'autre parenchymateuse, composée de cellules polyédriques granuleuses. La première couche est manifestement formée par la désagrégation des cellules parenchymateuses et par le passage d'une partie du protoplasma, primitivement colloïdal, à l'état cristalloïdal. » On y trouve aussi des fibres musculaires, un arbre trachéen qui amène l'air et des vaisseaux hémolymphatiques. Chez la *Pholade dactyle*, le tégument externe du siphon est sensible à la lumière comme la rétine de l'œil et paraît le siège de la *fonction dermatoptique*[1], et la paroi interne de l'un

1. R. Dubois, *Nouvelle théorie du mécanisme des sensations lumineuses* (*Revue générale des sciences*, 1890, p. 198 et suiv.).

des deux tubes du siphon est, au contraire, le siège de la fonction photogénique. R. Dubois attache du reste une grande importance à la similitude de constitution qui semble exister entre l'appareil optique et l'appareil photogénique, non seulement chez la Pholade dactyle, mais encore chez certains crustacés où l'œil et l'organe lumineux ont une même origine et un même mode de développement.

La lumière physiologique est verte ou bleue, quelquefois rouge ou violette ; elle varie d'ailleurs et change de couleur suivant le milieu de culture (*Photobacterium sarcophilum*), suivant l'âge (*Pyrophorus noctilucus*), suivant le lieu de l'organe (certaines larves exotiques). Enfin, quand on excite fortement le *Pyrosoma atlanticum*, la lumière va du rouge au bleu en passant par toutes les couleurs intermédiaires du spectre.

La lumière du *Pyrophorus noctilucus* est photographique et donne un spectre continu, sans rapport avec celui du phosphore brûlant dans l'oxygène. D'après Peters, la lumière physiologique est normalement intermittente, et présente une succession d'éclats et d'affaiblissements alternatifs ; Peters a compté, chez le lampyre, jusqu'à 80 et 100 éclats par minute. Cette lumière ne produit qu'une quantité de chaleur insignifiante, qu'on estime à 2 pour 100, alors que, dans les lumières artificielles, 98 pour 100 se perdent en chaleur. Les organes photogènes utilisent donc la presque totalité de l'énergie dont ils disposent. Enfin R. Dubois a découvert, dans le sang du Pyrophore, une matière verte, peut-être albuminoïde, phosphorescente, la *pyrophorine*, qui devient lumineuse quand on l'expose à l'action des radiations ultra-violettes.

En définitive, comment se produit la lumière ? R. Dubois l'explique[1] de la manière suivante : les granulations semi-fluides, en apparence albuminoïdes, que l'on rencontre toujours dans les cellules photogènes et que R. Dubois appelle *vacuolides*, sont des organites qui respirent lorsqu'ils sont séparés de

1. *Op. cit.* II. *Mécanisme intime de la fonction photogénique* (*Revue générale des sciences*, 1894, p. 530 et suiv.).

la cellule, s'oxydent par conséquent, mais ne sont pas capables de régénérer l'énergie qu'ils rayonnent sous forme de lumière, grâce, d'après R. Dubois, à l'influence d'un ferment soluble, pas plus que le mérozoïte sans noyau n'est capable de régénérer l'acide qui sert à la digestion et qui a diffusé vers la vacuole. Il y a donc passage à la condition n° 2, destruction des albuminoïdes vacuolidaires, car ce qui les caractérise essentiellement, c'est que, en se détruisant, en rayonnant de l'énergie, ces granulations cristallisent et passent de l'état *colloïdal* à l'état *cristalloïdal*.

Comme il est facile de le comprendre après ce qui vient d'être dit, le phénomène de la production de lumière n'exige ni l'intégrité de l'organe, ni même l'intégrité de la cellule, puisque les granulations photogènes émettent la lumière en s'oxydant et en se détruisant, et c'est en dégageant l'énergie, par combustion lente et suivant un mode que nous ignorons encore, que l'albuminoïde vacuolidaire se transforme, se fixe, en matières cristalloïdes dont il serait intéressant de connaître la composition chimique. Mais cette recherche n'a pas encore été faite. Il y a donc là un phénomène absolument comparable à la dégénérescence du mérozoïte privé de noyau. Dans la cellule et dans l'organe intacts, la production de lumière est continue, n'est pas limitée, grâce à la présence du noyau qui permet la synthèse assimilatrice des substances qui rayonnent, en se fixant, de la lumière. Mais cette synthèse assimilatrice ne fait que remplacer au fur et à mesure les substances détruites — sans empêcher leur destruction — et c'est pourquoi on trouve, dans les organes photogènes, cette couche crayeuse formée de granulations radio-cristallines qui représente les vacuolides passées par destruction de l'état colloïdal à l'état cristalloïdal.

La production de lumière, dans les granulations isolées ou non, se fait en présence de l'oxygène, de l'eau et d'une température convenable. Les excitations chimiques, thermiques, électriques, mécaniques, augmentent ou provoquent chez l'animal vivant la phosphorescence, qui se montre ainsi sous la

dépendance du système nerveux; il suffit, en effet, d'exciter l'animal d'une manière quelconque, pour voir la phosphorescence diminuer ou s'accroître. D'ailleurs, quand les granulations photogènes sont isolées, l'absence d'une des conditions énumérées plus haut et qui sont nécessaires à l'oxydation et à la fixation de l'albuminoïde vacuolidaire, suffit à suspendre la production de lumière, qui reparaît lorsque la condition supprimée vient à être restituée; mais quand ces granulations ont passé à l'état cristalloïdal, la luminosité cesse, pour ne plus reparaître, quelles que soient les conditions auxquelles on les soumette alors : la matière photogène est détruite et vu l'absence de noyau, ne peut plus se refaire. Il n'y a là qu'une réaction absolument analogue à celle qui transforme, sous l'influence des rayons solaires et définitivement, H et Cl en acide chlorhydrique.

CHAPITRE XI.

LE SYSTÈME NERVEUX.

Le système nerveux est l'organe essentiel de la synergie et de la coordination organique; il est constitué par un ensemble d'éléments qui ont pour propriété caractéristique de ne pouvoir fonctionner isolément, de ne fonctionner que sous l'influence de l'activité d'autres éléments (sensitifs) et d'entraîner le fonctionnement d'éléments nerveux ou non (moteurs) par le fait même de leur propre activité. Le système nerveux est donc un organe de relation, grâce auquel, comme le dit Ch. Richet, une cellule retentit sur toutes les autres et toutes les autres retentissent sur elle, et qui assure, par ses propriétés, d'une part, les relations de l'organisme avec le monde extérieur, d'autre part, les relations et la solidarité des diverses parties de l'organisme entre elles, que ces relations soient accompagnées ou non d'épiphénomènes de conscience.

Les éléments nerveux sont des plastides incomplets qui ont besoin, comme tels, non seulement de substances Q, mais aussi d'une excitation (p. 475) pour être à la condition n° 1 ; ils résultent nécessairement, comme nous l'avons montré (p. 472), de la différenciation histologique qui s'établit au cours du développement des métazoaires, et s'ils font défaut chez les métaphytes, c'est parce que, chez ces derniers, la synergie est inutile, partant sensiblement absente, l'organisme étant immobile, lié au sol, et chacune de ses parties pouvant être considérée comme capable d'une vie indépendante. D'ailleurs l'élément nerveux se complique lui-même et complique ses connexions à mesure que l'organisme auquel il appartient se différencie davantage. Sa forme schématique la plus simple est représentée par cette cellule épithélio-neuro-musculaire (fig. 24) que l'on rencontre chez certains cœlentérés, et qui

met en synergie deux éléments histologiques différents et plus ou moins éloignés. Chez les échinodermes, l'élément nerveux conserve ses connexions, mais il s'en crée de nouvelles par l'anneau commissural circumœsophagien qui réunit les éléments nerveux ambulacraires. Chez les mollusques et les arthropodes, les connexions de chaque élément nerveux se multiplient et des centres ganglionnaires et cérébroïdes apparaissent; enfin, chez les vertébrés et surtout chez les mammifères, la complication arrive à son maximum, et il suffit de jeter les yeux sur certaines figures publiées par Azoulay[1] pour comprendre comment une des cellules pyramidales de l'écorce grise du cerveau, organe d'élaboration des actes intellectuels, raisonnés, en apparence volontaires, peut, par le nombre immense de ses ramifications, établir des connexions multiples et de plus en plus variées avec les éléments qui l'entourent et par eux avec toutes les parties, si éloignées qu'elles soient, de l'organisme.

L'étude du système nerveux comme organe de la synergie, de la solidarité des parties et des relations de l'organisme avec le monde extérieur implique la connaissance morphologique de ses éléments, car c'est cette morphologie qui permet d'interpréter aujourd'hui la plupart des faits physiologiques. Nous allons donc examiner la constitution de ces éléments et leurs propriétés, puis les connexions qui existent entre eux et les éléments non nerveux périphériques ou les autres éléments nerveux, et, à l'aide des notions ainsi acquises, déterminer la marche et la nature des actions, inconscientes ou conscientes, isolées ou associées, qui constituent la synergie.

1° Les neurones.

On considérait autrefois les éléments nerveux comme composés de cellules et de fibres; les cellules formaient les ganglions et les parties grises; les fibres, les parties blanches et les nerfs.

1. *Psychologie histologique* (*Année psychologique*, 1896).

Mais les nouvelles méthodes histologiques ont appris que cellules et fibres sont les parties différentes d'un même élément auquel Waldeyer a donné le nom de *neurone*.

A. *Constitution des neurones*. — Le neurone est schématiquement constitué[1] par trois parties distinctes : les *arborisations protoplasmiques*, qui s'échappent comme un chevelu du corps cellulaire et sont constituées par du protoplasma granuleux ou plus ou moins différencié ; le *corps cellulaire*, qui présente un noyau généralement volumineux, autour duquel est plus particulièrement amassé le protoplasma granuleux ou trophique ; enfin le *prolongement cylindraxile* ou *cylindraxe*, cylindre calibré de protoplasma différencié en fibrilles très fines et qui semblent accolées les unes aux autres ; ce cylindraxe peut être unique ou ramifié et, à sa terminaison, il se résout en ses fibrilles constituantes, qui prennent ainsi l'apparence d'une sorte de bouquet ; enfin, il est généralement beaucoup plus long que les arborisations protoplasmiques et est entouré de gaines protectrices. Il y a *continuité* des arborisations au bouquet terminal à travers le corps cellulaire, mais les gaines protectrices ne font pas partie de cette continuité, car elles sont constituées par des cellules étrangères à l'élément nerveux et entourent le cylindraxe, de telle sorte que ce cylindraxe semble les enfiler et les parcourir de bout en bout.

Les gaines sont donc des files de cellules allongées ; leur membrane extérieure forme la *gaine de Schwann*, contre laquelle s'applique une lame mince de protoplasma où est logé un noyau ovalaire. Cette lame protoplasmique enveloppe également le cylindraxe et communique avec la lame pariétale par de fins trabécules, entre les masses desquels s'amasse la *myéline*, graisse phosphorée riche en lécithine, d'aspect blanchâtre, qui forme la *gaine de myéline*. Les cellules ainsi constituées sont dites *cellules* ou *segments interannulaires*, dont les *étranglements annulaires* marquent les limites.

D'où proviennent ces cellules? Sont-elles disposées d'avance

1. Cf., pour les détails, M. Duval, *Précis d'histologie*.

sur le trajet que doit suivre, en se développant, le cylindraxe? W. Vignal a montré[1] qu'il n'est pas ainsi, et que le futur nerf est primitivement composé de cylindraxes nus. Des cellules migratrices parenchymateuses viennent ultérieurement s'accoler contre ces cylindraxes, les entourent, les isolent les uns des autres, et s'allongent pour se rejoindre (cellules de Vignal), en donnant de la myéline, au cours de leur évolution, par un procédé analogue à celui qu'emploient les cellules adipeuses pour donner de la graisse (p. 421). Ce qui précède explique la constitution des fibres nerveuses pâles ou *fibres de Remak*, qui existent dans le grand sympathique et se rencontrent chez les invertébrés à l'exclusion des fibres à myéline ou fibres blanches. Ce sont, en effet, des cylindraxes sur lesquels sont venues s'accoler des cellules parenchymateuses qui ne se sont pas développées en cellules de Vignal, et ne présentent, en conséquence, qu'un noyau entouré d'une très mince couche de protoplasma.

Le faisceau de cylindraxes qui constitue le filet nerveux est en outre revêtu d'enveloppes conjonctives (périnèvre, gaine de Henle), avec cellules endothéliales, formant organes de soutien. Dans les centres nerveux et les appareils sensoriels, comme la rétine, les éléments de soutien ne sont plus d'origine conjonctive, mais d'origine ectodermique, et présentent, avec les cellules nerveuses, une étroite parenté. Les recherches faites par la méthode de Golgi, montrent, en effet, que les éléments des centres nerveux évoluent sous trois formes différentes : les uns, confinant au canal de l'épendyme, constituent l'épithélium épendymaire, mais leur surface interne pousse un prolongement qui se poursuit, à travers l'axe céphalo-rachidien, jusqu'à la surface extérieure, sous la pie-mère. Ces filaments font partie de la *névroglie* de Virchow. D'autres éléments deviennent cellules nerveuses proprement dites. Les derniers, enfin, se hérissent de prolongements, s'arrondissent

1. *Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal*, 1889.

et deviennent *cellules de la névroglie* (cellules de Deiters). D'après Ramon Y. Cajal[1], ces cellules de la névroglie sont des cellules de l'épithélium épendymaire dégénérées. Les divers éléments que nous venons de mentionner constituent ainsi un feutrage délicat entre les mailles duquel sont logés les neurones.

L'influx nerveux parcourt le neurone d'une extrémité à l'autre, et normalement des arborisations protoplasmiques aux terminaisons cylindraxiles; c'est pourquoi on dit que l'influx est *cellulipète* dans les arborisations, et *cellulifuge* dans le cylindraxe. Le neurone a donc deux pôles, l'un qui recueille, l'autre qui transmet l'influx. Mais le sens de cette propagation est-il immuable ? Cela est probable, bien que les expériences de Vulpian, sur le croisement de l'hypoglosse (moteur) et du lingual (sensitif), laissent faire supposer que la conduction nerveuse peut se renverser.

Le neurone ne crée pas l'influx ; il le reçoit des éléments (nerveux ou sensitifs) avec lesquels il est en connexion par ses arborisations protoplasmiques, et le transmet aux autres éléments (nerveux ou moteurs) avec lesquels il communique par ses terminaisons cylindraxiles ; mais s'il ne le crée pas, il semble le modifier, l'affaiblir ou l'augmenter, ralentir ou accélérer sa propagation. Mais, comme l'a indiqué Morat, ces modifications n'ont pas lieu dans le neurone lui-même ; elles se produisent à l'articulation du neurone et des éléments avec lesquels il est en connexion. Il en résulte que le corps cellulaire du neurone n'a aucune influence directe sur ces modifications (p. 464 et 469). Le fait que les neurones sont en contiguïté et non en continuité, a inspiré à M. Duval une hypothèse qui explique un certain nombre de phénomènes sur lesquels nous aurons à revenir. D'après cette hypothèse, les prolongements protoplasmiques et cylindraxiles ne sont mis en rapport, pour la communication de l'influx, que par une *disposition ad-*

1. *Nouvelles idées sur la structure du système nerveux.* Traduction Azoulay, 1894.

ventice, c'est-à-dire que le contact n'a pas toujours lieu, car les prolongements des neurones sont mobiles, exécutent des mouvements amiboïdes, à la manière des pseudopodes des protozoaires, et peuvent se déplacer sous diverses influences. Parmi ces influences, il faut mentionner la nature de la modification chimique déterminée par l'impression venue de l'extérieur, qui produit vraisemblablement une chimiotaxie positive sur certains neurones, et la condition n° 2 du neurone qui a pour effet, comme nous le savons, de rétracter plus ou moins les arborisations protoplasmiques.

B. *Propriétés des neurones.* — En raison de leur rôle respectif, le corps cellulaire et les prolongements du neurone (nerfs) ont des propriétés différentes. Nous étudierons d'abord celles des nerfs.

La propriété essentielle du nerf est la *conductibilité.* Mais cette propriété est subordonnée à l'intégrité de l'organe, comme il est facile de le comprendre, et toute cause (caustiques, ligature, traumatismes) qui altère cette intégrité, met du même coup obstacle à la conductibilité. Mais chaque fibre nerveuse ne conduit, de son origine à sa terminaison, que l'influx nerveux qu'elle a reçu, et, en vertu des gaines qui la protègent, ne peut ni recevoir l'influx d'une fibre voisine ni le lui communiquer (*conduction isolée* de J. Muller); de plus, au point de vue expérimental, quels que soient l'excitant employé et le point du trajet du nerf où il s'applique, la réaction consécutive est toujours la même pour le même nerf, d'où le principe des *énergies spécifiques.*

Normalement, dans le nerf vivant et en place, la conductibilité suit un sens déterminé, et va des arborisations protoplasmiques ou cellulipètes aux terminaisons cylindraxiles ou cellulifuges. Mais il ne semble pas en être ainsi au point de vue expérimental, et comme nous l'avons brièvement indiqué déjà, certains physiologistes croient que la conduction se fait dans les deux sens, et que, par conséquent, une excitation motrice peut être centripète, et une excitation sensitive centrifuge. Les expériences de Kühne, de P. Bert, de Babuchin, celles men-

tionnées ci-dessus, de Vulpian, corroborent en apparence cette manière de voir. Nous disons en apparence, parce que les nerfs purement moteurs ou purement sensitifs n'existent pas, des filets nerveux ou des anastomoses permettant toujours le passage d'excitations sensitives dans un nerf moteur et d'excitations motrices dans un nerf sensitif. Cette circonstance fait que l'on ne peut interpréter, ainsi que l'a constaté Vulpian lui-même, les expériences précédentes comme démonstratives de la conduction dans les deux sens. Aujourd'hui, grâce à notre connaissance plus certaine de la disposition des éléments nerveux, on est disposé à admettre que la conduction physiologique se fait toujours des arborisations protoplasmiques aux terminaisons cylindraxiles, ce qui explique, d'ailleurs, pourquoi les articulations de neurones se font toujours par les terminaisons cylindraxiles de l'un et les arborisations protoplasmiques de l'autre, et jamais par les arborisations ou les cylindraxes de l'un et de l'autre.

La conduction nerveuse reste-t-elle invariable dans le nerf ? Pflüger répond négativement et croit que son intensité va en croissant ; c'est ce qu'il appelle le *phénomène de l'avalanche*. Hallstein a prouvé, en effet, que la secousse musculaire, provoquée par l'excitation d'un nerf moteur, est d'autant plus haute que le nerf est excité plus loin du muscle[1].

La vitesse de propagation de l'influx dans les nerfs a été mesurée par divers expérimentateurs ; Helmholtz a trouvé, pour les nerfs moteurs, $27^{m},25$ par seconde, Chauveau, 65 mètres chez les grands mammifères, mais cette vitesse tombe à 8 mètres pour le pneumogastrique et autres nerfs se rendant aux muscles lisses. Cette vitesse, d'ailleurs, est variable et dépend d'une foule de conditions, intensité des excitations, température, état du nerf, etc. La vitesse physiologique est encore inconnue, bien qu'elle semble se rapprocher de celle obtenue par des moyens artificiels. On admet généralement que la vitesse est la même pour les nerfs moteurs et les nerfs sensitifs.

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 654.

Cependant, pour ces derniers, Bloch a trouvé 132 mètres environ par seconde, et d'Arsonval a fait remarquer que cette vitesse ne s'éloigne pas autant qu'on l'a cru de celle de l'électricité dans les conducteurs organiques.

La conduction nerveuse est indépendante de l'excitabilité; en d'autres termes, un nerf fatigué par une excitation prolongée ou une intoxication locale, peut cependant conduire encore l'influx né en un autre point excité. Mais il importe de remarquer que cette indépendance n'est pas normale. Sur le vivant, dans un animal intact, l'excitation ne naît jamais sur le trajet d'un nerf; elle naît à l'origine des arborisations protoplasmiques et va, sans interruption, jusqu'aux terminaisons cylindraxiles. On admet, en principe, l'équivalence de l'excitant physiologique et de l'excitant artificiel, mais rien ne nous dit qu'il en soit rigoureusement ainsi, attendu que l'état d'un nerf isolé sur le cadavre ou même sur le vivant, n'est pas comparable à celui d'un nerf normal. Nous ne sommes conduits à admettre l'équivalence de l'excitant physiologique et de l'excitant artificiel par rapport à l'impression venue de l'extérieur, que par la similitude des effets qu'ils produisent. Ce sont ces excitants artificiels qui permettent au reste d'étudier les variations de l'excitabilité du nerf.

Pourvu que le nerf reste humide (car la dessiccation supprime la possibilité des actions chimiques), son excitabilité survit à la section, mais sa durée varie; elle est plus longue chez les hétérothermes que chez les homœothermes, par une température basse que par une température élevée; de plus, d'après quelques expériences qui demandent confirmation, le nerf sensitif paraît garder son excitabilité plus longtemps que le nerf moteur. La perte de l'excitabilité est précédée d'une période d'hyperesthésie, que Brown-Séquard a également signalée, quand on restitue la sensibilité à un membre comprimé et anémié par une bande d'Esmarch. Ce phénomène est d'une interprétation encore fort obscure; il en est de même des traces de fragmentation qui apparaissent parfois dans celui des bouts d'un nerf sectionné demeuré en rapport avec le corps du neu-

rone, à moins qu'on ne fasse ici intervenir la rupture d'équilibre qui est la conséquence, pour tout plastide, d'une lésion ou d'une mérotomie. Enfin, la perte de l'excitabilité semble suivre, comme le pensaient Waller et Cl. Bernard, le sens de la conduction; par conséquent, elle va, pour le nerf sensitif, de la périphérie vers le centre, et pour le nerf moteur, du centre vers la périphérie, dans la partie séparée du corps cellulaire.

Si le sang oxygéné et une certaine température (+20° C) favorisent l'excitabilité, le froid, au contraire, la diminue et produit l'anesthésie; les excitants chimiques sont peu actifs sur les centres nerveux, mais très efficaces sur les terminaisons périphériques ; les acides, les caustiques, donnent sur la peau des réactions douloureuses ; il en est de même de l'air quand les terminaisons cutanées ne sont plus protégées par l'épiderme (brûlures); il en est de même encore pour les excitants mécaniques, chocs, pincements, tiraillements, etc. L'électricité, enfin, principalement sous forme de courants faradiques, est, nous le savons, l'excitant artificiel du nerf le plus employé. Nous en avons suffisamment parlé pour n'y pas revenir.

Certaines expériences de Bernstein, d'Heidenhain, de Boroditch, de Wedensky, etc., conduisent à admettre une dernière propriété du nerf, l'*infatigabilité;* un nerf humide reste, en effet, excitable, quelque répétées et prolongées que soient les excitations, la fatigue nerveuse, qui survient normalement, dépendant des centres trophiques et non des nerfs. Il est facile d'interpréter cette infatigabilité si l'on se rappelle que la fatigue résulte d'une accumulation de substances R, et que la conduction de l'influx consiste, comme nous l'avons indiqué (p. 469), en un simple déplacement d'atomes. Dans ce cas, il n'y a pas de déchet moléculaire, pas de substances R dans le nerf, et par conséquent pas de cause de fatigue, et l'excitabilité subsiste jusqu'à destruction. Mais cette infatigabilité aux excitants artificiels n'existe plus dans le nerf normal, vivant, et avec l'excitant physiologique, car le corps du neurone, assimilant, donne des substances R qui amènent rapidement, pour

tout le neurone, la condition n° 2, la fatigue nerveuse d'origine centrale.

On a doté les cellules nerveuses, comme les nerfs, de certaines propriétés, en tête desquelles il faut mentionner la *propriété trophique*. Mais cette propriété résulte — et il n'est pas besoin d'insister à nouveau sur ce point — de la présence du noyau qui, seule, permet la synthèse assimilatrice. La condition n° 1 du neurone entraîne à son tour la condition n° 1 (nutrition) des éléments histologiques périphériques avec lesquels il est en connexion. C'est pourquoi on admet aujourd'hui que les nerfs (il faudrait dire neurones) ont un pouvoir trophique direct sur les éléments des tissus.

Les excitants artificiels ne paraissent pas agir sur le corps cellulaire des neurones, et le résultat des expériences de Fritsch et de Hitzig a été attribué à l'excitation, non des cellules pyramidales de l'écorce cérébrale, mais de leurs prolongements ou des terminaisons des neurones sensitifs centraux. Toutefois, en vertu de son rôle trophique, le corps du neurone est très sensible aux causes qui modifient la composition de son milieu nutritif (ligature, anémie, accumulation de CO^2, etc.) ; la strychnine, la brucine, augmentent son excitabilité; les anesthésiques, les bromures, la diminuent au contraire ; le moindre traumatisme, enfin, portant atteinte au noyau, supprime ses fonctions. Mais il ne faut pas méconnaître que, comme l'a montré Morat, le corps cellulaire n'est pas excitable au même titre que le nerf, car son protoplasma n'est pas différencié comme celui du nerf, et l'excitation réflexe, qu'elle porte, pour un nerf sensitif, par exemple, entre la périphérie et le ganglion spinal, ou entre le ganglion spinal et la moelle, aboutit toujours à un même phénomène, la contraction musculaire, ce qui prouve que le corps du neurone n'intervient pas nécessairement dans cette manifestation.

Les cellules nerveuses présentent d'autres phénomènes sur lesquels nous passerons brièvement. D'après Beaunis, on peut concevoir la cellule nerveuse comme un réservoir de mouvement moléculaire, inconnu dans son essence, et donner le

nom de *décharge nerveuse* au dégagement de ce mouvement. La décharge est très courte, successive, et, dans la contraction continue, se succède à intervalles très rapprochés. Si ces intervalles s'éloignent, par suite de fatigue, la fusion des secousses musculaires n'a plus lieu, et on a le *tremblement*. Mais cette conception, fort obscure ainsi, s'éclaire si l'on considère que l'influx est analogue à ce qui se produit, d'après Grothus, dans l'électrolyse de l'eau. Dans cette électrolyse, la libération de H ou de O est un phénomène très court et nécessairement successif; il en est naturellement de même dans la libération de A et de B, molécules complémentaires d'une des substances du neurone, sous l'influence d'une excitation.

L'*addition nerveuse* est tout à fait comparable à l'addition latente du muscle et dérive des mêmes causes. On lui attribue ce fait que la répétition d'un acte diminue l'intensité de l'excitation nécessaire pour le produire, et tend à réduire le parcours nerveux, de telle sorte qu'un acte volontaire peut devenir purement réflexe. Mais il ne faut faire intervenir ici que l'assimilation fonctionnelle qui, par la fréquence de la condition n° 1, consolide le chemin suivi, l'isole pour ainsi dire au milieu des innombrables connexions des neurones, limite par conséquent la déperdition insensible de l'influx, et, comme dans toute action physique, en diminue le trajet.

De l'*automatisme des centres nerveux*, nous ne dirons rien, parce que c'est là un phénomène illusoire. Le neurone n'a pas plus de spontanéité que les autres éléments histologiques, et son activité est toujours subordonnée à une excitation (sensations, CO^2 du sang); seulement le *temps de réflexion* (Rosenthal) peut être considérable en raison de la mobilité des arborisations protoplasmiques et de la complication des terminaisons, de telle sorte que la spontanéité accordée à tort aux cellules nerveuses provient de l'ignorance du lien entre l'excitation primordiale et l'acte visible, plus ou moins éloigné, qui en est la conséquence. Quant au *pouvoir inhibiteur* (ou d'arrêt) de certains éléments nerveux qui diminuent ou empêchent, chez d'autres neurones, la production de l'influx (par exemple, ac-

tion frénatrice du bulbe, par les pneumogastriques, sur les mouvements du cœur), il paraît pouvoir être rangé parmi les procédés de défense de l'organisme, analogues à la régulation de la température. Dans certains cas, le phénomène inhibitoire semble le résultat d'une rupture d'équilibre dans une chaîne de neurones, plastides incomplets. « La lésion nerveuse, dit en effet Brown-Séquard[1], produit des symptômes, non pas à cause de la destruction d'un organe auquel étaient dévolues certaines fonctions spéciales, mais en raison de l'irritation de certaines parties qui ne sont pas détruites, mais qui entourent celles qui l'ont été. » Ce qui prouve, au reste, l'influence de la rupture d'équilibre dans l'inhibition, c'est que les effets inhibitoires sont passagers et disparaissent au fur et à mesure qu'un nouvel équilibre s'établit entre les associations de neurones.

Reste à examiner ce qu'est l'*influx nerveux*. En dehors de la *théorie électrique* de Dubois-Reymond, deux théories sont en présence. L'une, admise par la majorité des physiologistes, suppose que l'influx est un ébranlement moléculaire, possédant son mode de vibration propre, qui chemine dans le nerf. L'autre se base sur les changements d'ordre chimique qui se passent dans le nerf parcouru par l'influx nerveux. Ces changements, en même temps métaboliques, sont non la conséquence, mais la cause de l'influx, et, comme toutes les actions chimiques, ils sont accompagnés de manifestations électriques, thermiques, etc. C'est à cette dernière théorie ou *théorie métabolique* que les faits semblent apporter le plus de preuves. Nous avons exposé ce qu'elle a d'essentiel en parlant de l'irritabilité (p. 469), et tout ce que nous avons dit alors pourrait être répété ici. Rappelons seulement que, dans le neurone, il n'y a pas transport effectif de substances, mais seulement transport de la modification chimique, ce qui permet de comprendre la rapidité relative (30 mètres environ par seconde) de cette transmission et les phénomènes qui l'accompagnent.

1. Cité par Langlois et de Varigny, p. 745.

Remarquons que, dans la théorie métabolique, le corps cellulaire, ou, pour mieux dire, le noyau du neurone, n'a pas à intervenir dans la conduction de l'influx nerveux, puisque le noyau se borne à faire la synthèse de la molécule détruite par l'impression extérieure — destruction qui, propagée, constitue l'influx — et n'empêche nullement, par conséquent, la propagation ultérieure, et de sens centrifuge, de cette modification. C'est, en effet, ce que nous avons constaté en étudiant les propriétés nerveuses. D'autre part, dans l'ensemble du neurone, que l'on peut considérer comme homogène au point de vue de l'impression, la modification subie ne change pas de nature; en passant d'un neurone dans un autre, cette modification chimique peut se transformer, aboutir à une autre réaction, parce qu'elle change de milieu. Il est vraisemblable, par le simple aspect morphologique, que la réaction ou la modification chimique qui constitue l'influx n'est pas la même dans un neurone sensitif central, dans une cellule pyramidale de l'écorce grise, dans une cellule de Golgi et dans une cellule à corbeille de l'écorce du cervelet. C'est ainsi sans doute que s'explique la théorie de Morat, exposée précédemment. D'ailleurs, le fait qu'un nerf sectionné — c'est-à-dire, en définitive, un nerf mérotomisé et privé de noyau, mais resté, par exemple, en connexion musculaire — peut, sous l'influence d'excitations destructives (chocs, pincements, agents chimiques, électricité, etc.), communiquer l'influx et déterminer la contraction du muscle, vient à l'appui de la théorie métabolique. L'influx est, en effet, nous le savons, la transmission de proche en proche d'une série de destructions et de reconstitutions moléculaires. Dans les prolongements du neurone, aucune autre modification chimique n'intervient et la réaction synthétique n'appartient qu'au noyau. Toute cause, par conséquent, qui détermine dans ce prolongement une destruction d'un certain ordre, est apte à donner naissance à une transmission et par suite à un influx. C'est pourquoi certains réactifs et certaines conditions physiques abolissent ou augmentent la conductibilité du nerf, comme nous l'avons vu. C'est pourquoi aussi les corps cellu-

laires ne sont pas sensibles, comme leurs prolongements, aux excitations qui font naître dans le nerf un influx. C'est pourquoi, enfin, le nerf semble infatigable aux excitations, car la synthèse assimilatrice, ne s'y faisant pas, n'accumule pas les substances R, qui sont la cause des phénomènes de fatigue.

Nous allons voir maintenant comment la théorie métabolique de l'influx permet d'interpréter les actions nerveuses.

2° Phénomènes nerveux.

Les actions nerveuses sont les phénomènes qui résultent, consécutivement à une impression, du passage de l'influx nerveux dans une chaîne de neurones plus ou moins étendue et variée ; elles représentent donc les manifestations de la synergie, et tout phénomène synergétique s'accompagne nécessairement d'action nerveuse, en est inséparable. Si l'on admet, comme nous avons dit ci-dessus, que la nature de l'influx change en changeant de milieu conducteur, c'est-à-dire que le dédoublement moléculaire qui constitue hypothétiquement l'influx n'est pas le même dans un neurone moteur que dans un neurone sensitif, dans une cellule de l'écorce grise que dans une cellule du cervelet, etc., il est facile de comprendre que des impressions semblables peuvent produire des phénomènes différents selon la nature des neurones parcourus, et que des impressions différentes peuvent, au contraire, aboutir à des phénomènes de même ordre. Comme les neurones ne jouissent d'aucune spontanéité, pas plus que les autres éléments histologiques, et reçoivent de ces derniers ou leur communiquent l'excitation fonctionnelle, les manifestations synergétiques sont déterminées, d'une part, par la nature des éléments périphériques initiaux et terminaux (car tout muscle excité donne nécessairement une contraction), et, d'autre part, par la constitution de la chaîne de neurones parcourue par l'influx. Pour interpréter les principales actions nerveuses, il est donc indispensable de connaître les connexions des neurones périphériques avec les éléments sensitifs ou moteurs et les

connexions des neurones entre eux, ou, en d'autres termes, la constitution des principales chaînes de neurones.

A. *Connexions des neurones et des autres éléments histologiques.* — D'une manière générale, on désigne sous le nom de *neurone moteur périphérique* le neurone dont le cylindraxe est en contiguïté directe avec les élements non nerveux terminaux (muscles, glandes, etc.) de la chaîne synergétique, et sous le nom de *neurone sensitif périphérique* celui dont l'arborisation protoplasmique est en contiguïté directe avec les éléments non nerveux initiaux (cellules sensitives) d'une chaîne analogue. Les fibres nerveuses forment, dans le premier cas, les *nerfs centrifuges*, puisque l'influx y va du centre vers la périphérie; dans le second, les *nerfs centripètes*, puisque l'influx s'y propage, au contraire, de la périphérie vers le centre. C'est le mode de terminaison de ces deux sortes de filets nerveux, en contiguïté avec les éléments périphériques, que nous allons brièvement exposer.

Dans les muscles striés, la terminaison du nerf centrifuge se fait aux *plaques motrices*. Le cylindraxe perd sa myéline, puis sa gaine de Henle qui se confond avec le myolemme, et se divise et se subdivise au contact du *sarcoplasma*, lequel renferme des noyaux musculaires. Les terminaisons cylindraxiles n'aboutissent pas jusqu'aux fibres striées, et quelques-unes, à la partie superficielle de la plaque, paraissent conserver, sur une partie de leur trajet, la gaine de Schwann. Le sarcoplasma peut être très abondant, et cacher ainsi le bouquet terminal (éminence de Doyère), ou bien absent, au contraire (buisson de Kühne). Dans ce dernier cas, la terminaison nerveuse semble arriver au contact de la substance contractile même. Dans la fibre lisse, le cylindraxe aboutit également au sarcoplasma par de petits bouquets ou des boutons terminaux; il en est encore ainsi dans certaines cellules pigmentaires (chromoblastes, chromatophores, iridocytes).

Arnstein [1] a récemment démontré que, dans les glandes, le

1. *Zur Morphologie der sekretorischen Nervenendapparate* (*Anat. Anz.*, X, 1895).

cylindraxe se ramifie à la surface du cul-de-sac, émet des fibrilles qui traversent la membrane basale et pénètrent entre les cellules sécrétantes, qu'elles enveloppent de fines ramifications variqueuses. Ces ramifications ne pénètrent pas à l'intérieur, mais restent à la surface du protoplasma.

Les terminaisons des nerfs centripètes ne diffèrent pas essentiellement de celles que nous venons de mentionner. Toutefois, en raison du rôle qui leur est dévolu, ces terminaisons et les éléments différenciés auxquels elles aboutissent, constituent des appareils parfois très compliqués où figurent, non seulement le prolongement du neurone, mais aussi le corps cellulaire du neurone sensitif périphérique, et enfin, dans certains organes (œil), le corps cellulaire du neurone sensitif central; de telle sorte que, dans ce dernier cas, toute impression a un retentissement certain sur les centres nerveux. Les appareils ainsi différenciés forment les organes des sens qui répondent respectivement aux impressions de pression, de lumière, de son, d'odeur et de saveur. Les impressions thermiques ne paraissent être qu'une modification du tact, car la répartition de la sensibilité thermique est sensiblement inverse de celle de la sensibilité tactile; enfin, contrairement à l'opinion de Herzen, les impressions de chaud et de froid sont purement différencielles, car Blix a prouvé, en employant le menthol, qu'une même impression peut donner lieu à des sensations de chaud ou de froid, suivant la région intéressée.

Les éléments sensoriels qui traduisent les modifications purement mécaniques (pression, frottement, etc.) sont localisés dans le derme, les épithéliums (cornée) et l'épiderme. Dans l'épiderme, les terminaisons nerveuses sont tout à fait comparables à celles des glandes; mais ce sont, non des cylindraxes, mais des ramifications protoplasmiques nues, qui forment ces terminaisons en bouton. Retzius a montré des terminaisons du même genre intra-épithéliales (fosses nasales du rat). Le bouton nerveux terminal, en contact avec les éléments sensoriels, se modifie parfois en *ménisque tactile* (épiderme du museau du porc, de la taupe), et devient une sorte

de plaque sur laquelle repose la cellule épidermique différenciée.

Les corpuscules du tact proprement dit affectent trois formes, sans que nous sachions encore si chacune de ces formes est adaptée à une impression mécanique spéciale. Les *corpuscules de Krause* sont innervés, comme l'a montré Suchard, par un filet nerveux qui perd sa myéline et ses enveloppes, et se divise en rameaux qui s'insinuent entre les cellules du lobule et se terminent, à leur contact, par de petites varicosités. Dans les *corpuscules de Meissner*, on trouve une disposition analogue à celle des ménisques tactiles, car le filet nerveux, après avoir pénétré dans le corpuscule et perdu ses enveloppes, se résout en fibrilles qui s'insinuent dans les intervalles des grosses cellules et forment à leur surface des sortes de plaques discoïdales. Ces deux sortes de corpuscules se rencontrent dans la couche papillaire du derme ; les *corpuscules de Pacini* se montrent, au contraire, dans la couche profonde ou extrapapillaire. Aux *cellules de la massue* de ces corpuscules vient aboutir un filet nerveux, qui garde un certain temps sa gaine de Schwann ; puis, l'ayant perdu dans la profondeur, il se divise en rameaux qui aboutissent, par des boutons terminaux, aux cellules de la massue. A ces éléments sensoriels, il faut joindre les *poils tactiles* de certains animaux (museau de la taupe, pavillon de l'oreille de la souris, aile des cheiroptères, etc.), dont l'innervation est aussi délicate.

Les terminaisons sensibles aux impressions mécaniques sont relativement simples et tout à fait comparables aux terminaisons motrices. Il n'en est plus de même des terminaisons sensibles à des vibrations purement moléculaires, et notamment aux vibrations lumineuses. L'organe visuel, l'œil, ou, pour mieux dire, l'épanouissement du nerf optique qui constitue la rétine, n'est sensible qu'aux vibrations comprises entre deux limites de vitesse : l'une inférieure, qui répond à ce que nous appelons l'infra-rouge ; l'autre supérieure, à l'ultra-violet. En deçà et au-delà, les vibrations n'impressionnent plus les éléments sensoriels, c'est-à-dire ne déterminent plus de modifi-

cations capables de produire l'influx nerveux, et par conséquent ne sont pas perçues. La différenciation de l'organe visuel est donc le résultat d'une adaptation à des modifications moléculaires d'ordre donné. Comment se traduit cette différenciation ?

Sur une coupe (fig. 25), la rétine d'un mammifère, par exemple, présente trois couches, séparées par deux plexus. La première couche, la plus voisine du centre de l'œil, est constituée, abstraction faite des cellules de soutien ou *cellules de Muller*, qui tiennent toute l'épaisseur de la rétine (fig. 25, *t*), par deux sortes d'éléments épithéliaux différenciés, les *cônes* (*b*) et les *bâtonnets* (*a*), les premiers sensibles à l'amplitude des vibrations (couleurs), les seconds à leur abondance (intensité lumineuse). Ces deux sortes d'éléments présentent un noyau, avec du protoplasma granuleux ou faiblement strié ; mais dans les cellules à cône, le noyau touche le cône ; dans les cellules à bâtonnet, il en est séparé par un prolongement, de telle sorte que les noyaux (grains de cônes et grains de bâtonnets) de ces deux sortes de cellules ne se trouvent pas au même niveau ; enfin, le prolongement protoplasmique qui fait suite au noyau se termine en boule (*x*) dans les cellules à bâtonnet, et en une sorte de pied conique (*z*) dans les cellules à cône. Ces terminaisons sont enveloppées par les arborisations protoplasmiques des neurones de la seconde couche, et le plexus qui résulte de cet enchevêtrement est le *plexus externe* (fig. 25, C).

Les cellules de la seconde couche (E) répondent aux neurones sensitifs périphériques. Ce sont des cellules bipolaires, dont les arborisations protoplasmiques sont en connexion avec les cellules à cône et à bâtonnet et dont les terminaisons cylindraxiles, très richement ramifiées et terminées en boule, sont en connexion avec les arborisations protoplasmiques des neurones de la troisième couche. Ces dernières connexions constituent le *plexus interne* (F), beaucoup plus épais que le précédent.

Enfin, les cellules de la troisième couche, ou cellules multipolaires. répondent aux neurones sensitifs centraux (G) ; elles

présentent de nombreuses arborisations protoplasmiques, logées dans le plexus interne, ramifiées à l'infini, et qui se réunissent en plusieurs troncs, lesquels aboutissent au corps cellulaire, volumineux, présentant un gros noyau. De ce corps cellulaire, à la partie inférieure, sort enfin un prolongement cylindraxile qui se continue et constitue, par sa réunion avec les autres, les fibres du nerf optique. Il importe de remarquer qu'il semble parfois se produire une sorte de condensation dans la marche de l'influx, car les cônes et les bâtonnets sont plus nombreux (sauf au niveau de la *tache jaune*, où ils sont en nombre à peu près égal) que les neurones périphériques, et ceux-ci que les neurones centraux.

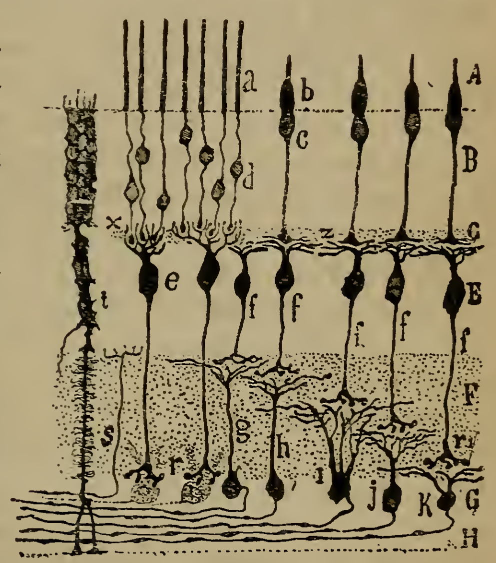


Fig. 25.

Mais ce n'est pas tout. Aux éléments que nous venons de mentionner, il faut joindre les *cellules horizontales* et les *spongioblastes*. Les premières sont de deux sortes : les plus petites mettent en communication les cellules à cône par leur pied conique ; les autres, les cellules à bâtonnet. Les spongioblastes, ou cellules unipolaires, situées immédiatement au-dessus du plexus interne, mettent en communication, par leur chevelu, les cellules multipolaires, origine des fibres du nerf optique. Ces éléments sont aussi des neurones, que M. Duval considère avec raison comme des *neurones d'association rétiniens*, c'est-à-dire des neurones qui font communiquer l'influx entre différents éléments d'une même couche. Enfin, il existe encore, d'après Cajal, des filets nerveux qui viennent s'épanouir, en terminaisons ramifiées et en boule, à la partie

supérieure du plexus interne (fig. 25, *s*). Ces fibres représenteraient des terminaisons cylindraxiles apportant une excitation d'origine centrale et seraient peut-être un chemin de retour pour des sensations extérieures; ce qui permettrait d'expliquer comment le souvenir, le rêve, l'hallucination font *revoir*, pour ainsi dire, avec une remarquable intensité, des images antérieurement perçues.

Nous nous sommes un peu longuement étendu sur la constitution de la rétine, parce que cette constitution figure le schéma des appareils sensoriels les plus compliqués, appareils qui présentent des éléments épithéliaux différenciés pour recevoir une impression d'ordre défini, des neurones sensitifs périphériques, voie des réactions réflexes, des neurones sensitifs centraux, voie des réactions dites volontaires, et enfin des neurones d'association qui font que l'impression produite en un point peut se communiquer à des points très éloignés et donner des réactions très différentes, et cette organisation nous fait toucher du doigt, pour ainsi dire, la marche des actions synergétiques.

La physiologie de la vision est considérée comme très complexe; mais la loi de l'assimilation fonctionnelle tend à la simplifier. Abstraction faite du *pourpre rétinien* (érythropsine) qui, d'après les expériences de Kühne et de Boll, disparaît sous l'influence de la lumière, mais qui ne semble jouer aucun rôle dans la sensation optique, puisque la *tache jaune* (macula lutea), point du maximum de l'acuité visuelle, en est dépourvue, et des déplacements que les cônes, les bâtonnets et les prolongements protoplasmiques exécutent, d'après Engelmann et Angelucci, sous l'influence de la lumière et de l'obscurité, cette loi de l'assimilation fonctionnelle permet d'interpréter la *loi de Fechner* (la sensation croît comme le logarithme de l'excitation) et celle de Broca, qui n'en est qu'une modification, car la sensation est la conséquence, nous le savons, de la condition n° 1 des neurones, et cette sensation est, par suite, limitée par l'accumulation des substances R qui se produisent d'autant plus abondamment que l'excitation est plus vive, ce

qui fait que la sensation croît nécessairement moins vite que l'excitation.

L'accumulation des substances R explique la fatigue de l'œil. Du reste, pour parer à cet inconvénient, on sait que l'œil exécute, même pendant la vision attentive, une série de petits mouvements qui ont pour résultat de mettre successivement au repos certains éléments sensoriels et de leur faciliter ainsi l'élimination des substances R. L'*irradiation* résulte de l'impression d'éléments rétiniens voisins, grâce au concours des neurones d'association, et la *persistance optique* (qui est de 1 dixième de seconde après la suppression de la cause) provient de ce que, par suite des processus successifs de l'assimilation fonctionnelle (cf. p. 327), des impressions qui se succèdent à moins de 1 dixième de seconde donnent la sensation d'une seule. Il y a là quelque chose d'analogue au tétanos physiologique; d'ailleurs les impressions rétiniennes sont accompagnées de variation négative, comme l'a montré Dewar.

La théorie de Yung, perfectionnée par Helmholtz, a tenté d'expliquer le mécanisme des *sensations colorées*. D'après cette théorie, chaque élément rétinien reçoit trois fibres, respectivement excitables l'une par les vibrations correspondant au rouge, l'autre par celles correspondant au violet, la troisième, enfin, par des vibrations intermédiaires correspondant au vert-bleu, et la sensation de lumière blanche et des couleurs complexes résulterait de l'excitation simultanée des trois fibres ou de deux quelconques d'entre elles. Cette théorie rend compte de certains faits. Si, par exemple, on fixe pendant quelque temps une surface rouge vivement éclairée, une surface blanche regardée ensuite prend une couleur vert bleuâtre, car les fibres, répondant à la sensation de rouge, se trouvant fatiguées, l'excitation des fibres sensibles aux autres couleurs prend la prépondérance. Cette théorie rend également compte du *daltonisme* ou cécité pour certaines couleurs, pour le rouge surtout, mais elle explique plus difficilement l'*achromatopsie;* il est vrai que, dans ce dernier cas, on a toujours trouvé des lésions cérébrales. Hering a fait intervenir, dans la sensation

visuelle, le métabolisme des éléments rétiniens, et il croit que la sensation de lumière répond à la destruction de ces éléments, celle d'obscurité à leur reconstitution. Cette conception métabolique est, en principe, fort exacte, mais il convient d'en intervertir le sens, puisque les vibrations lumineuses produisent l'excitation fonctionnelle et par conséquent la condition n° 1, tandis que l'absence de ces vibrations, ou l'obscurité, entraîne pour les éléments rétiniens le repos (condition n° 2). S'il en était autrement, l'œil des animaux qui vivent dans l'obscurité complète se serait hypertrophié au lieu de s'atrophier et de tendre à disparaître[1]. Ajoutons que, vraisemblablement, il n'y a point trois sortes de fibres par élément rétinien, mais plutôt trois sortes de cônes (les bâtonnets étant sensibles plutôt à l'intensité lumineuse), chacun d'eux répondant à l'une des vibrations fondamentales, rouge, vert bleu ou violet; cette hypothèse rend compte des phénomènes de contraste, de persistance, de fatigue et de dyschromatopsie; elle permet, en outre, d'expliquer, ce que ne fait pas la théorie de Yung, les expériences de Landolt, qui a montré que les zones d'excitabilité de la rétine aux différentes couleurs ne coïncident pas, le bleu ayant un champ d'action plus étendu que le rouge. Dès lors, il faut bien admettre ou que les trois sortes de fibres sensibles n'existent pas simultanément dans tous les cônes, ou bien que l'excitabilité de certaines de ces fibres est diminuée ou abolie dans certains cônes. N'est-il pas plus simple de croire que chaque cône est différencié et ne possède qu'une fibre, qui traduit une impression unique, celle d'une des couleurs fondamentales?

L'organe de l'ouïe est l'oreille. Schématiquement, on peut concevoir l'oreille comme constituée par une utricule ou *capsule auditive*, renfermant un liquide (endolymphe) et tapissée intérieurement par des cellules à cils vibratiles en connexion avec des filets nerveux. Cet appareil, qui est à peu près celui des mollusques, se différencie et se complique à mesure qu'on

1. Cuénot, *Influence du milieu sur les animaux*, p. 32 et suiv.

se rapproche des vertébrés supérieurs et de l'homme, où, comme pour les impressions optiques, on trouve des éléments sensoriels impressionnables suivant l'intensité du son (tache et crêtes acoustiques) ou suivant la hauteur et le timbre (organes de Corti, fibres basilaires?).

La *tache auditive* (macula acoustica) est une différenciation de l'épithélium de l'utricule et du saccule (labyrinthe membraneux); cet épithélium présente, outre des cellules basales et des cellules de soutien, des cellules fusiformes terminées par un prolongement effilé et rigide : ce sont les éléments sensoriels. Ces cellules, en effet, sont en connexion avec les filets terminaux d'un nerf (utriculaire ou sacculaire), qui perdent leur gaine à la membrane basale et forment un plexus qui enveloppe chaque élément sensoriel de nombreuses ramifications. Le prolongement de la cellule auditive baigne dans l'*endolymphe*, qui présente, en ce point, de fins cristaux d'*otoconie* (carbonate de chaux). La *crête auditive* des canaux semi-circulaires possède une constitution analogue; elle est innervée par la branche ampullaire, dont les filets traversent la membrane basale, se ramifient et s'insinuent entre les cellules de soutien, et aboutissent aux cellules sensorielles en forme de poire et munies d'un prolongement, qu'ils enveloppent d'un réseau de fines ramifications.

Les *organes de Corti* sont portés par la *membrane basilaire*, qui sépare le canal cochléaire de la rampe tympanique; ces organes consistent en deux masses épithéliales différenciées, séparées par les *cellules en piliers* dont le pied s'écarte de manière à laisser un espace triangulaire ou *tunnel de Corti*. De chaque côté de ces piliers existent, comme dans la tache et les crêtes auditives, des cellules de soutien et des éléments sensoriels, munis d'un prolongement et innervés par une branche du nerf auditif, le nerf cochléaire; mais ce nerf, avant de se résoudre en fibrilles terminales, forme un plexus dans lequel paraît se trouver le corps cellulaire du neurone sensitif périphérique. Quant à la membrane basilaire, elle est formée de fibres très nombreuses, parallèles entre elles et perpendicu-

laires à l'axe du canal cochléaire. Quand Hasse eut démontré que les oiseaux ne possèdent pas de piliers, ce sont ces fibres, vibrant par hypothèse à un son déterminé, comme les cordes tendues d'une harpe, que l'on a fait intervenir, Helmholtz principalement, pour interpréter la hauteur et le timbre des impressions acoustiques, car on a cru remarquer que le nombre de ces fibres (plus de 6 000) est voisin de celui des sons perceptibles (11 octaves). Mais il est difficile d'accepter cette manière de voir, attendu que les fibres radiales ne reçoivent pas de filets nerveux et ne sont en communication directe qu'avec les pieds des piliers de Corti, lesquels n'interviennent pas dans la perception de la hauteur et du timbre. C'est pourquoi Gellé a soutenu que les ondes développées dans le liquide du labyrinthe agissent directement sur les prolongements ciliés des cellules auditives. Enfin, l'organe auditif est, comme l'organe visuel, le siège de phénomènes sur lesquels nous ne pouvons insister ici et que nous nous contentons de mentionner, fatigue, daltonisme auditif, audition colorée, sensations subjectives, enfin intervention dans l'équilibre mécanique, rôle qu'on attribue aux terminaisons nerveuses ampullaires des canaux semi-circulaires.

Les *bourgeons gustatifs*, organes essentiels du goût, se rencontrent dans la langue, principalement sur les dénivellations des papilles caliciformes. Ils forment un corps ovalaire, d'aspect melonné, constitué par deux sortes de cellules, des cellules de soutien fusiformes, exclusivement à la périphérie, et, dans la partie profonde, des cellules filiformes à noyau allongé, terminées extérieurement par un bâtonnet ou un cil, et qui paraissent se continuer avec un filet nerveux. Ce sont les éléments sensoriels qui ne se rencontrent qu'au centre du bourgeon, mêlés à des cellules de soutien. Les cellules gustatives sont innervées par le glosso-pharyngien, dont les fibres se dépouillent de leur myéline à la base du bourgeon et forment autour de chaque cellule gustative des arborisations variqueuses qui l'entourent d'un réseau compliqué.

Le mécanisme des impressions gustatives est mal connu

en raison de l'indétermination des propriétés physiques des *saveurs*. Il semble que les corps sapides doivent être dissous pour déterminer, dans le bâtonnet de la cellule gustative, la modification chimique qui produit l'influx, car les gaz et les solides ne donnent pas lieu à de véritables impressions gustatives, bien qu'ils puissent en provoquer d'autres d'ordre mécanique (saveurs farineuses), thermique (saveurs fraîches), olfactif (saveurs aromatiques), etc. La saveur âcre n'est peut-être que le résultat d'actions destructives. Il en serait de même des saveurs acides et salines, qui n'agiraient, d'après Valentin et M. Duval, que sur les nerfs de la sensibilité générale. Les deux seules saveurs gustatives seraient donc la saveur amère et la saveur sucrée; la première est surtout perçue par la base de la langue, innervée par le glosso-pharyngien, point de départ du réflexe des nausées et des vomissements; la seconde par la pointe, innervée par le lingual (trijumeau). La plus grande part de cette sensibilité du lingual reviendrait à la corde du tympan (issue du facial), car sa dégénérescence ou sa section abolit le goût dans la partie antérieure de la langue. D'ailleurs, les piliers antérieurs et la partie attenante du voile du palais paraissent également jouir d'une certaine sensibilité gustative. Le chaud et le froid diminuent l'intensité des impressions sapides, de même que l'immobilité de la langue, d'après Valentin ; enfin, les corps amers agissent à doses beaucoup plus faibles que les autres. Des phénomènes chimiques, encore inconnus, interviennent ici, car Richet et Gley ont montré que l'intensité des saveurs est proportionnelle, pour les métaux alcalins, au poids moléculaire de leurs sels [1].

La *région olfactive* est située au niveau et au-dessus du cornet supérieur (fosses nasales) ; son épithélium, souvent coloré chez les mammifères par un pigment particulier, présente, comme certains autres appareils sensoriels, trois sortes de cellules : des cellules de soutien, dont la partie supérieure au noyau, cylindrique et striée en long, montre des gouttelettes

1. Langlois et de Varigny, *op. cit.*, p. 862.

d'un liquide clair, peut-être analogue au mucigène, et dont la partie inférieure est déchiquetée de manière à loger, dans ses intervalles, les cellules basales, et enfin les *cellules olfactives* placées entre les cellules de soutien et occupant, comme ces dernières, toute l'épaisseur de l'épithélium qu'elles dépassent même, en haut, par un prolongement filiforme ou cilié mobile (batraciens); munies d'un gros noyau, elles se continuent, en bas, par les fibrilles du nerf olfactif, et Cajal, Van Gehuchten, etc., ont démontré que ces cellules sont des neurones sensitifs périphériques, dont les prolongements cylindraxiles (fibres du nerf olfactif), après avoir traversé la lame criblée de l'ethmoïde, se terminent dans le bulbe ou lobe olfactif, en connexion avec les arborisations protoplasmiques des *cellules mitrales*, qui représentent ainsi le neurone sensitif central. Cette terminaison nerveuse intraépithéliale, dans laquelle le corps cellulaire du neurone sensitif est mêlé aux éléments histologiques de la périphérie, et où l'élément périphérique différencié en connexion avec le neurone n'est plus représenté que par un bâtonnet, un filament ou des cils plus ou moins mobiles, est exceptionnelle chez les vertébrés, mais est très fréquente chez les invertébrés (méduses, vers oligochètes). Chez les vers polychètes, la disposition est voisine, seulement c'est le prolongement centripète du neurone qui est seul intraépithélial [1].

Nous ne connaissons pas mieux les *odeurs* que les saveurs et, par conséquent, nous ignorons le mécanisme des impressions olfactives. Le froid les diminue, une chaleur modérée les augmente. Il en est de même de l'humidité, car la muqueuse olfactive doit être humide pour percevoir les odeurs. Wolff explique ce fait en admettant que les matières odorantes n'agissent que lorsqu'elles sont dissoutes. Ce serait là le rôle du mucus que sécrètent les cellules de soutien de l'épithélium olfactif. Le mucus dissoudrait les parties odorantes ou formerait avec elles des combinaisons solubles qui agiraient sur les bâtonnets, les filaments ou les cils. Ajoutons, enfin, d'abord que les par-

1. M. Duval, *Précis d'histologie*, p. 921 et suiv.

fums absorbent énergiquement la chaleur rayonnante, comme l'a montré Tyndall, et, en second lieu, que la couleur, ainsi que l'a indiqué Stark, influe sur la facilité avec laquelle les corps s'imprègnent d'odeur. Les corps noirs sont les plus facilement imprégnables, puis viennent les bleus, les verts, les rouges, les jaunes et enfin les blancs.

En résumé, le neurone périphérique est partout en contiguïté directe avec l'élément non nerveux périphérique ; mais les dispositions de cette contiguïté diffèrent, d'une part, par la nature du prolongement nerveux qui l'établit, d'autre part, par la position du corps cellulaire de ce neurone. En effet, toutes les terminaisons musculaires, glandulaires, etc., sont réalisées par les prolongements cylindraxiles des neurones moteurs périphériques, toutes les terminaisons des éléments sensoriels par les prolongements protoplasmiques des neurones sensitifs périphériques. En outre, dans le premier cas, la place du corps cellulaire est invariablement dans la corne antérieure de la moelle, tandis que, dans le second, elle varie, étant tantôt dans les ganglions spinaux (sensibilité générale, goût), tantôt dans un plexus plus ou moins voisin de la surface impressionnable (ouïe, vue), tantôt enfin parmi les éléments mêmes de cette surface (odorat). Cette marche du neurone périphérique vers l'extérieur est accompagnée d'une marche dans le même sens du neurone central, dans l'organe olfactif et surtout dans l'organe visuel. Enfin, l'élément épithélial se modifie lui-même et, de l'état de cellule peu ou pas différenciée, il passe à l'état de rudiment, de bâtonnet ou de cil (cellules olfactives). Mais toutes ces modifications, différenciation de l'élément épithélial, déplacement du corps cellulaire du neurone, ne sont que des faits d'adaptation à un ébranlement moléculaire défini, qui n'altèrent en rien les rapports de contiguïté directe existant entre les éléments histologiques non nerveux et les neurones périphériques.

B. *Connexions des neurones entre eux.* — Les connexions des éléments histologiques et des neurones n'établissent qu'une synergie limitée, comme on l'observe dans le fonctionnement

des cœlentérés pourvus de ces plastides épithélio-neuro-musculaires que les frères Hertwig ont signalés (p. 474). Pour que la synergie soit complète, il faut que tout neurone périphérique, innervant des éléments d'une nature déterminée, soit en relation avec un autre ou avec plusieurs autres neurones à *connexions multiples*, de telle sorte que l'impression venue de l'extérieur puisse retentir sur un grand nombre d'organes et en déterminer l'accord fonctionnel. Tous les actes seront ainsi coordonnés et aboutiront nécessairement au *balancement organique*, qui n'est que l'expression morphologique de la synergie. Grâce à la méthode de Golgi, on a pu mettre en évidence les relations des neurones entre eux et montrer qu'elles étaient analogues à celles des neurones et des éléments non nerveux, c'est-à-dire qu'elles s'établissent par contiguïté directe, avec cette disposition particulière que, les prolongements des neurones étant doués de mouvements amiboïdes, ces relations ne sont pas fixes, mais peuvent constamment se restreindre ou s'accroître.

La chaîne de neurones la plus simple est celle qui constitue l'*arc réflexe*. Abstraction faite de l'élément sensoriel et de l'élément musculaire ou glandulaire, cet arc est, en effet, composé de deux neurones, le neurone sensitif périphérique et le neurone moteur périphérique. Le premier a son corps cellulaire dans le ganglion spinal et son prolongement cylindraxile, après avoir formé la racine postérieure, vient se terminer dans la corne postérieure de la moelle où il se met en contiguïté avec les arborisations protoplasmiques du second, qui a son corps cellulaire dans la corne antérieure de la moelle (cellule motrice de la corne antérieure) et dont le cylindraxe se trouve dans la racine antérieure. Mais cette chaîne, la plus simple possible, se complique presque toujours, attendu que le prolongement cylindraxile du neurone sensitif périphérique n'est pas simple ; il se bifurque un grand nombre de fois (fig. 26) et donne naissance à autant de *collatérales*, dont les bouquets terminaux se mettent chacun en contiguïté avec un neurone moteur périphérique, de telle façon que l'influx venu par le

neurone sensitif (S, fig. 26) peut se communiquer à un grand nombre de cellules motrices de la corne antérieure et mettre, par conséquent, en activité tout un groupe de muscles. Ce n'est pas tout. Le cylindraxe du neurone sensitif périphérique, qui envoie toutes ces collatérales, peut continuer à monter dans les cordons blancs postérieurs de la moelle et ne se terminer que dans les noyaux de Goll (substance grise du bulbe). Là, il s'articule, par contiguïté, avec les arborisations protoplasmiques des noyaux de Goll (fig. 27, *f*), qui sont les corps cellulaires des neurones sensitifs centraux. Ces noyaux émettent, à leur tour, un cylindraxe, *g*, qui, après avoir pénétré dans la partie blanche du bulbe, passe dans la moitié opposée et atteint l'écorce grise de l'hémisphère cérébral, où il se résout en fibrilles terminales. Ces fibrilles s'articulent avec les arborisations protoplasmiques de grosses cellules, dites *cellules pyramidales* (A, fig. 27), qui sont les corps cellulaires des neurones moteurs centraux. La cellule pyramidale émet, à sa base, un long cylindraxe, *a*, qui descend dans le bulbe et s'y croise et, par les cordons blancs de la moelle, gagne la corne grise antérieure, où, à un niveau variable, il se résout en fibrilles terminales qui s'articulent enfin avec les arborisations protoplasmiques d'une cellule motrice de la corne antérieure. L'arc, que nous venons de décrire, a même point de départ et même point d'arrivée que l'arc réflexe médullaire, mais il est beaucoup plus complexe ; il comprend, en effet, quatre neurones, au lieu de deux, et, dans chacun des neurones sensitifs périphérique et central et moteur central, on retrouve les connexions multiples, par collatérales, que nous avons signa-

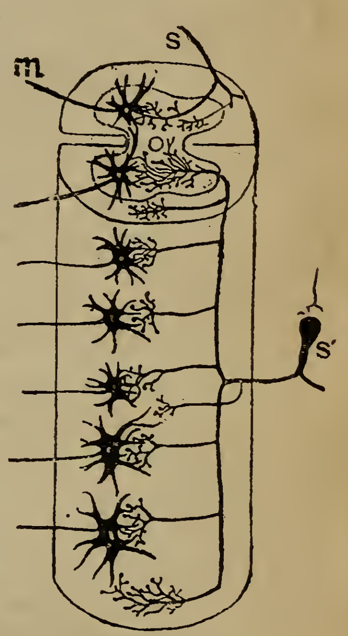


Fig. 26.

lées dans la moelle à propos des terminaisons du neurone sensitif périphérique. De ces connexions multiples, intéressant nécessairement de nombreux organes, la figure ci-contre (fig. 27), empruntée à Cajal, ne donne qu'une idée grossière et incomplète, mais pourtant suffisante pour faire comprendre le mécanisme des actions synergétiques.

Ces deux formes de chaînes de neurones se retrouvent dans le sympathique. Les corps cellulaires des neurones de ce système sont, comme l'ont montré Cajal et Kölliker, dans les ganglions du sympathique ; ils émettent, d'une part, des arborisations protoplasmiques, d'autre part, un cylindraxe, qui devient *fibres de Remak*, et se termine dans un autre ganglion où il s'articule avec les arborisations protoplasmiques d'un autre neurone sympathique. Ces arborisations protoplasmiques peuvent également entrer en contiguïté avec les terminaisons cylindraxiles d'une fibre venue de la moelle (*rami communicantes*) ou du système nerveux central[1].

Si compliquées que semblent ces chaînes de neurones, elles le sont, en réalité, beaucoup plus encore, attendu qu'il existe, dans chaque région du névraxe, des *neurones d'association* qui mettent en connexion, comme leur nom l'indique, les divers neurones d'une même région. Nous n'examinerons ici que les principaux de ces neurones d'association.

Nous avons vu que, dans l'arc réflexe, les prolongements cylindraxiles du neurone sensitif périphérique sont en connexion avec les arborisations protoplasmiques du neurone moteur périphérique. Mais cette connexion n'est pas directe. Il existe, en effet, dans la substance grise de la moelle, d'autres neurones qui s'articulent, d'une part, par leurs arborisations, avec les neurones sensitifs, d'autre part, par leurs terminaisons (et collatérales), avec les neurones moteurs, de telle sorte que l'arc réflexe médullaire ne comprend plus deux, mais bien trois neurones. Ces troisièmes neurones, intermédiaires, sont les *neurones d'association médullaires*. Ils présentent trois dis-

1. M. Duval, *op. cit.*, p. 832-833.

positions principales. Dans la première, le neurone d'association met en connexion les neurones sensitifs et les neurones moteurs d'un même côté par rapport au plan antéro-postérieur

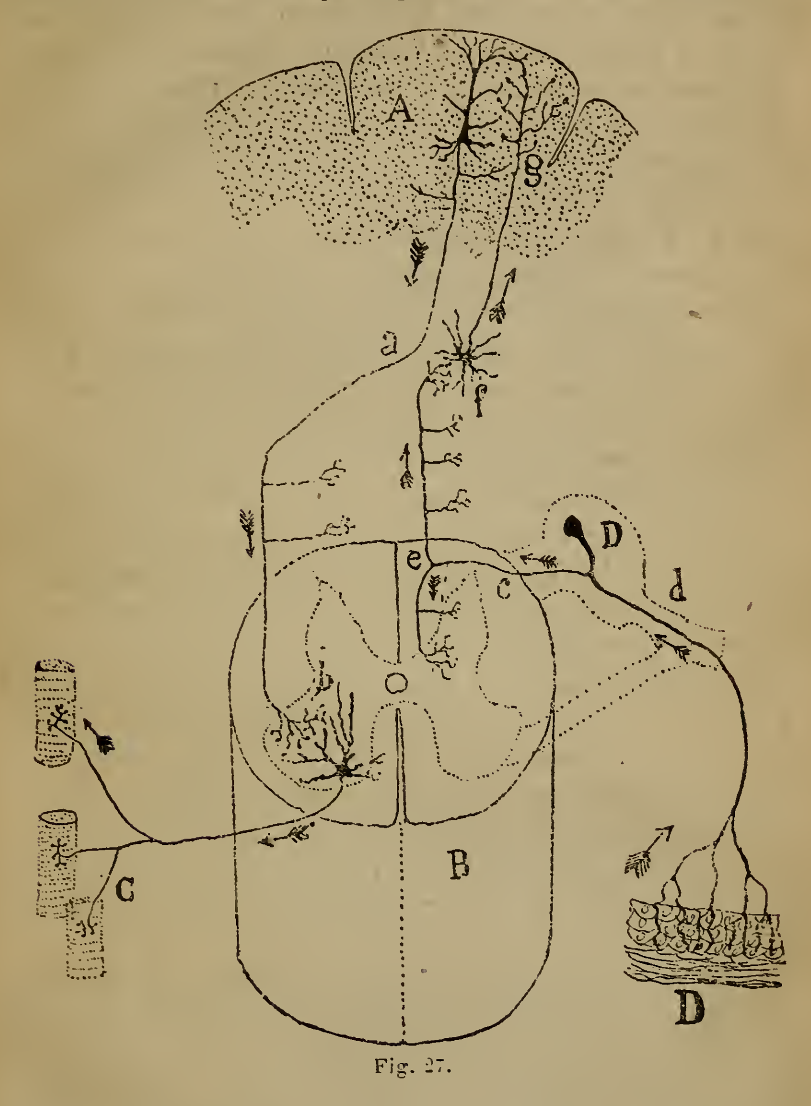


Fig. 27.

de la moelle : ce sont les neurones d'association *tautomères;* dans la seconde, le corps cellulaire du neurone d'association est d'un côté de la moelle, et ce corps cellulaire émet un pro-

longement cylindraxile (avec collatérales) qui passe et se termine de l'autre côté, mettant ainsi en connexion les neurones sensitifs d'un côté et les neurones moteurs de l'autre; ce sont les neurones d'association *hétéromères;* enfin, dans la troisième, le corps cellulaire du neurone d'association émet un cylindraxe qui se divise en deux branches, l'une qui reste et se termine du même côté de la moelle, l'autre qui passe et se termine du côté opposé, mettant ainsi en communication un neurone sensitif avec des neurones moteurs des deux côtés de la moelle. Ce sont les neurones d'association *hécatéromères*[1]. On comprend facilement qu'avec ces dispositions, l'impression sensitive puisse se traduire par réflexe, soit du côté même où l'impression s'est produite, soit du côté opposé, soit des deux côtés à la fois, et sans qu'interviennent les neurones centraux. Et ce n'est pas tout encore. Il existe, dans la corne antérieure, des neurones qui mettent en connexion des neurones moteurs de différents niveaux; ce sont les *neurones d'association intermotrice* et, dans la corne postérieure, des neurones (cellules de Golgi) qui mettent en communication rapprochée, car leurs prolongements sont très courts, les neurones sensitifs (ou leurs collatérales) de niveaux voisins. Ce sont les *neurones d'association intersensitive.* Bien que les dispositions de ces deux dernières sortes de neurones d'association ne soient pas encore connues, il semble que les neurones intermoteurs communiquent par leurs arborisations protoplasmiques avec les collatérales des neurones d'association tautomères, hétéromères ou hécatéromères, tandis que les neurones intersensitifs sont en relation avec ces derniers par leurs terminaisons cylindraxiles.

On retrouve, dans les hémisphères cérébraux, des neurones d'association analogues à ceux que nous venons d'étudier dans la moelle. D'après R. y Cajal, les *neurones d'association cérébraux* sont des cellules pyramidales qui jouent, entre les panaches ou arborisations protoplasmiques des neurones moteurs

1. Cf. Van Gehuchten, *le Système nerveux de l'homme*, 1893.

centraux et les terminaisons cylindraxiles des neurones sensitifs centraux, le même rôle que les divers neurones d'association dans la moelle. De ces neurones d'association cérébraux, les uns sont *tautomères* et ne sortent pas, par conséquent, de l'hémisphère considéré, mais leur cylindraxe passe dans la substance blanche, où il se revêt de myéline, et vient se terminer à l'autre extrémité, dans la substance grise, comme les collatérales qu'il émet au cours de son trajet. Parfois, ce cylindraxe, à son arrivée dans la substance blanche, se divise en deux

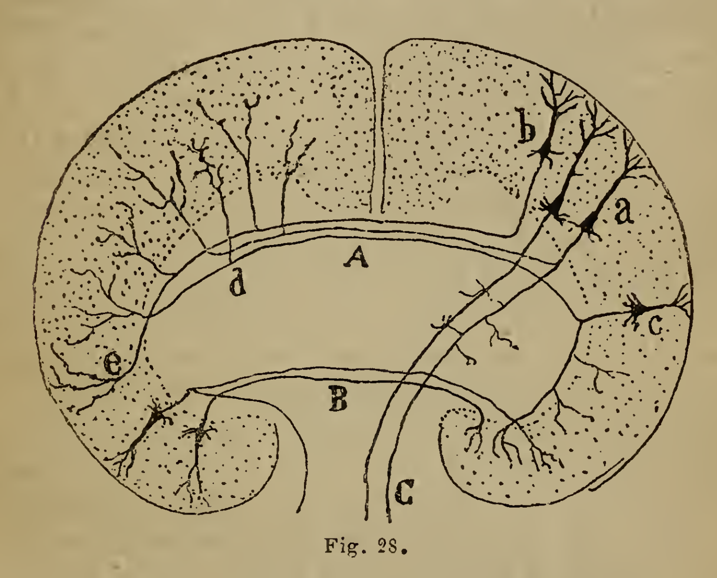


Fig. 28.

branches principales qui se comportent respectivement comme les cylindraxes simples des neurones cérébraux tautomères. Entre ces neurones tautomères existent encore d'autres neurones d'association, logés tout entier dans l'écorce grise, à prolongements courts, analogues aux cellules de Golgi et qui, d'après Van Gehuchten, mettent en communication les panaches de certains neurones tautomères avec les terminaisons cylindraxiles, ou leurs collatérales, d'autres neurones de même genre. Ce sont donc des *neurones d'association intercorticale.* On trouve enfin, dans le cerveau, des neurones d'association hétéromères (fig. 28, *b*) et hécatéromères (fig. 28, *c*), c'est-

à-dire des neurones dont le cylindraxe, quand il est simple, se termine dans l'hémisphère opposé, et quand il est double, dans les deux à la fois. Mais ce cylindraxe, en sortant de la substance grise, passe par le corps calleux ou la commissure antérieure. Il est évident que les neurones d'association cérébraux interviennent, dans l'*arc cérébral* (ou volontaire), pour étendre ou compliquer les réactions, comme les neurones d'association médullaires dans l'arc réflexe.

Si grande qu'elle soit, la complication des chaînes de neurones dans le cerveau ne s'arrête pas là. En effet, certaines cellules pyramidales, ayant la signification de neurones moteurs centraux (fig. 28, *a*), donnent un cylindraxe qui, à sa sortie de la substance grise, se divise en deux branches : l'une se rend à la moelle ; l'autre, représentant une collatérale, suit, dans la substance blanche, un trajet horizontal, et se termine, après avoir émis de nouvelles collatérales, dans la substance grise de l'hémisphère opposé ; il arrive même que la collatérale primitive horizontale se divise en deux branches, dont l'une se termine dans la substance grise du même hémisphère, l'autre dans celle de l'hémisphère opposé [1]. Ces neurones, par suite de cette disposition remarquable, sont donc à la fois neurones moteurs centraux et neurones d'association cérébraux hétéromères ou hécatéromères. Cette prodigieuse complication, dont tout ce que nous venons de dire ne donne qu'une idée imparfaite et grossière, rend compte, si l'on y ajoute la richesse des arborisations protoplasmiques des cellules pyramidales, la multiplicité des collatérales et de leurs terminaisons, la mobilité relative des prolongements, de la nature spéciale, de la délicatesse et de l'ampleur des réactions qui passent par le cerveau.

Parallèlement à l'arc cérébral et constitué de la même manière, il y a un *arc cérébelleux*, formé, en outre des deux neurones fondamentaux (sensitif et moteur périphériques), de deux

1. Ramon y Cajal, *op. cit.*, p. 58 et suiv. — M. Duval, *op. cit.*, p. 869 et suiv.

autres neurones, dont l'un articule ses arborisations protoplasmiques avec les collatérales du premier neurone (sensitif périphérique), a son corps cellulaire (*cellules de Clarke*) dans les colonnes de Clarke (base de la corne postérieure) et donne un prolongement cylindraxile qui gagne transversalement, en se couvrant de myéline, les cordons blancs latéraux de la moelle, prend la voie des pédoncules cérébelleux et se termine, dans l'écorce grise du cervelet, par des arborisations que Cajal a désignées sous le nom de *fibres grimpantes;* et dont le second articule ses arborisations protoplasmiques très richement ramifiées avec ces *fibres grimpantes*, a son corps cellulaire (*cellules de Purkinje*) dans l'écorce grise du cervelet, et donne un prolongement cylindraxile qui descend dans la substance blanche centrale du cervelet, où il se revêt de myéline, gagne la moelle et se termine en articulant, dans la corne antérieure, ses terminaisons avec les arborisations protoplasmiques d'un neurone moteur périphérique. Ces *neurones cérébelleux* sont donc tout à fait comparables aux neurones centraux sensitif et moteur.

Il existe aussi des *neurones d'association cérébelleux*, mais leurs dispositions sont mal connues, sauf en ce qui regarde les *neurones d'association cérébelleux intercorticaux*. Ce sont des cellules analogues aux cellules de Golgi, que Cajal appelle *petites cellules étoilées* et Kölliker *cellules à terminaisons en corbeille*. Ces cellules, logées à la partie périphérique de l'écorce du cervelet, articulent leurs arborisations protoplasmiques avec les terminaisons cylindraxiles des cellules de Clarke; leurs prolongements cylindraxiles et les collatérales qu'ils émettent se dirigent tous vers la partie profonde de l'écorce cérébelleuse et forment un réseau très compliqué qui vient entourer complètement le corps cellulaire des cellules de Purkinje, et se termine en pinceau à la naissance du cylindraxe de cette dernière cellule[1].

1. Cf., pour plus de détails, les ouvrages déjà cités de Ramon y Cajal, de Van Gehuchten, de Mathias Duval, etc.

Nous arrêtons ici ces données histologiques, que l'on pourrait étendre bien davantage ; elles étaient indispensables pour comprendre le mécanisme des actions nerveuses que nous allons maintenant examiner.

C. *Actions nerveuses.* — Toute action nerveuse débute, nous l'avons dit, par une impression extérieure, ou, en d'autres termes, par une variation des conditions chimiques ou dynamiques ambiantes, telle qu'elle détermine une modification dans l'élément périphérique adapté à traduire cette variation, à être impressionné par elle. La modification ainsi déterminée agit sur le neurone avec lequel l'élément périphérique considéré est en connexion, et le met en activité (condition n° 1); en même temps, la destruction moléculaire (hypothétique) qui résulte de cette communication se propage des arborisations initiales aux fibrilles terminales et passe de là aux neurones voisins, puis enfin aux éléments périphériques moteurs, glandulaires, etc. Durant ce parcours, la destruction moléculaire (influx), ou plutôt la partie de la molécule que cette destruction met en liberté change de nature, puisque les cellules des glandes salivaires, par exemple, ne sont pas excitables par les mêmes agents que les cônes rétiniens, bien que cependant la vue d'un mets savoureux provoque la sécrétion de la salive. Il est évident, en effet, comme nous l'avons déjà expliqué (p. 525), que la molécule détruite varie pour chaque espèce de neurone, ou, au moins, que la partie mise en liberté, à la terminaison, de cette molécule diffère pour chaque espèce de neurone et n'est capable d'impressionner que des neurones d'une espèce déterminée. C'est ainsi que *a*, partie libérée de la molécule détruite par l'excitation dans un neurone sensitif, peut impressionner un neurone moteur, mais reste probablement sans action sur une fibre musculaire; tandis que *b*, partie libérée de la molécule détruite dans un neurone moteur par l'action de *a*, excite la fibre musculaire, mais n'agit pas sur une cellule glandulaire, pour laquelle il faut *c*, etc. Quelque hypothétique que soit cette interprétation, elle permet cependant de comprendre la signification de la *loi des énergies spécifiques*

de Muller, car tout excitant artificiel, quel qu'il soit, porté sur le nerf, qui produit une réaction sensible (contraction, par exemple), aboutit à la libération de *b* ; s'il n'aboutissait pas à la libération de *b*, il ne déterminerait pas la contraction et par conséquent ne serait pas un excitant. D'où résulte que, pour un nerf donné, la réaction appréciable est toujours la même.

Si l'on admet que la marche de l'influx est comparable à ce qui se passe, suivant Grothus, dans l'électrolyse de l'eau, la nature de cet influx (destruction moléculaire) ne varie pas d'un bout à l'autre d'un neurone ; elle ne change qu'à l'articulation de ce neurone avec ses voisins. C'est pourquoi Morat suppose qu'il y a là, à cette articulation, une sorte de ciment unissant, lequel modifie l'influx au passage. Le Dantec semble admettre en partie cette manière de voir et considère que les substances R de l'assimilation fonctionnelle sont un des facteurs de l'influence qu'exerce un neurone sur les autres neurones avec lesquels il est en contiguïté directe [1]. Il est possible et même probable que les substances R aient, en effet, une action ; mais cette action est indépendante de celle de l'influx, qui est un phénomène destructif. Autrement, on ne comprendrait pas qu'une excitation artificielle — ne produisant pas de substances R puisqu'il n'y a pas assimilation — portée sur un nerf, puisse amener la contraction ou la sécrétion.

Les actions nerveuses qui résultent d'une impression périphérique sont plus ou moins complexes, et la synergie qu'elles traduisent est plus ou moins étendue, suivant le trajet que suit l'influx au milieu des innombrables connexions des neurones. Quand ce trajet atteint les neurones centraux, les actions synergétiques sont accompagnées d'épiphénomènes de conscience (voir plus loin *Psychogenèse*) ; on désigne donc ces dernières sous le nom d'*actions conscientes* ou *volontaires*, et les autres sous le nom d'*actions inconscientes* ou *réflexes*. Mais il n'y a, entre ces deux sortes d'actions, aucune ligne de démarcation

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 230.

précise, attendu que les actions, conscientes au début, peuvent devenir à la longue inconscientes.

Les réflexes sont les actions nerveuses les moins compliquées, puisqu'ils n'intéressent qu'un nombre assez restreint de neurones, et la moelle en est, chez les vertébrés, le centre; d'ailleurs, ces actions sont les seules qui se produisent chez les invertébrés inférieurs. Mais, quelque relativement simples qu'ils soient, les réflexes présentent, comme nous l'avons indiqué précédemment (p. 542), des formes d'étendue variable qui semblent en rapport avec l'intensité de l'excitation, ce que l'on conçoit en admettant que la destruction chimique est d'autant plus grande que l'excitation est plus forte. De là résultent les *lois des réflexes* qu'a formulées Pflüger et qui expriment simplement ceci : quand l'excitation est faible et ne détruit, par exemple, qu'une molécule, la partie libérée de cette molécule, condition *minima* de l'influx, suit nécessairement un trajet simple et la réaction réflexe se localise dans les muscles de la région (loi de localisation); quand l'excitation est plus forte, elle détruit plusieurs molécules et libère autant de parties moléculaires, dont chacune prend une collatérale différente et peut ensuite passer dans un neurone d'association tautomère (loi d'unilatéralité) ou hétéromère et hécatéromère (loi de symétrie), puis dans les neurones d'association intermotrice (loi de l'irradiation) et, enfin, quand l'excitation est extrêmement forte, dans les neurones de la moelle allongée et du mésencéphale (loi de généralisation), de telle sorte que la réaction motrice se porte, suivant l'intensité de l'excitation, sur le membre du même côté, sur le membre symétrique du côté opposé, sur les autres membres ou, enfin, sur la généralité des muscles. Mais il est facile de comprendre que, dans ce dernier cas, les centres réflexes, mis en activité, conservent quelque temps la trace de l'excitation (loi de l'ébranlement prolongé), d'autant que la vitesse de l'action réflexe est faible, 8 mètres environ par seconde, d'après Exner, chez les homœothermes, plus faible encore chez les hétérothermes, et plus faible pour l'irradiation transversale que pour l'irradiation longitudinale.

Toutes les causes (narcotiques, anesthésiques, toxines) qui agissent sur les neurones et par conséquent sur l'établissement de leurs connexions, agissent également sur les réflexes pour les diminuer ou les augmenter. C'est ainsi que les douleurs violentes ont un pouvoir inhibitoire sur les réflexes, ce qui veut dire qu'une excitation suffisamment forte d'un nerf centripète produit un influx qui suit la voie du cylindraxe, et non celle de ses collatérales (voie des réflexes simples), et gagne les neurones centraux, en vertu de l'action chimiotropique positive exercée sur les arborisations protoplasmiques de ces neurones. La section de la moelle augmente, au contraire, le pouvoir réflexe, car l'influx, ne pouvant gagner les centres, prend nécessairement la voie des collatérales. Il en est de même de certaines toxines (tétanos) qui suppriment la chimiotropie positive des neurones centraux.

Chez les vertébrés supérieurs et l'homme, la moelle est constituée, à la périphérie, par de la substance blanche formée de fibres longitudinales à myéline, et à l'intérieur par de la substance grise présentant deux cornes antérieures qui renferment les corps cellulaires des neurones moteurs périphériques, et deux cornes postérieures qui offrent, outre les terminaisons collatérales sans myéline des neurones sensitifs périphériques (cellules du ganglion spinal des mammifères), les corps cellulaires de neurones d'association. Mais, naturellement, suivant le niveau de la moelle auquel on s'adresse, les centres réflexes ont une réaction motrice localisée en des points différents. Ainsi, chez l'homme, on y trouve des centres réflexes des fonctions de la *vie végétative* (fonctions inconscientes), centres qui sont, en allant de bas en haut, les centres abdominaux, et particulièrement le centre vésico-spinal, le centre ano-spinal, le centre cilio-spinal, le centre cardiaque, des centres respiratoires, vaso-moteurs et sudoraux.

Le bulbe fait suite à la moelle, dont il n'est que l'épanouissement; il entre-croise les faisceaux blancs (sauf faisceau pyramidal direct dont le croisement a lieu, fibre par fibre, dans la moelle), qui contribuent à former les pédoncules cérébraux.

En arrière, se trouvent les faisceaux cérébelleux directs. Ces faisceaux découpent des noyaux de substance grise, qui renferment les corps cellulaires de neurones, origine de nerfs moteurs, et les terminaisons de nerfs sensitifs (trijumeau, auditif, glosso-pharyngien, pneumogastrique). Ces noyaux sont donc des centres de réflexes importants. Le *nœud vital* de Flourens (pointe du *calamus scriptorius*), notamment, commande au cœur et à la respiration (pneumogastrique). Le plancher du quatrième ventricule commande également aux fonctions sécrétoire et glycogénique. D'ailleurs, les nerfs crâniens, qui prennent naissance dans les noyaux gris, servent à des réflexes spéciaux, mimique et expression faciale, succion, phonation, mouvements des paupières et des yeux.

Le cervelet, situé en arrière du bulbe, recouvre le quatrième ventricule et est maintenu par trois paires de pédoncules cérébelleux composés : les inférieurs, des faisceaux cérébelleux directs venant de la moelle ; les moyens, des fibres qui se terminent dans la substance grise de la protubérance annulaire ; les supérieurs, enfin, de fibres allant vers le cerveau (noyaux de Stilling). Ajoutons que des noyaux gris de la protubérance (pont de Varole) paraissent émettre des fibres qui, par le pédoncule cérébral et la capsule interne, arrivent jusqu'à la couche corticale du cerveau. On admet que ces noyaux gris sont des centres de coordination des réflexes de la station et de la marche, et, suivant Longet et Vulpian, le centre de perception de la douleur et d'expression des émotions. Mais, bien que les réactions soient du genre de celles qui s'accompagnent ordinairement d'épiphénomènes de conscience, nous ne savons pas encore si elles sont vraiment conscientes.

Le cervelet est constitué à la surface par de la substance grise, au centre par de la substance blanche, qui y prend une forme arborescente (*arbre de vie*), mais cette disposition n'a aucune importance physiologique. La constitution du cervelet et ses relations avec la moelle, le bulbe, la protubérance et le cerveau, expliquent son rôle. Il est l'organe de coordination des mouvements volontaires, comme l'a montré Flourens, un

centre d'adaptation de différents réflexes au maintien de l'équilibre (Hédon). Comment se fait exactement cette coordination, on l'ignore encore, mais il semble que le cervelet (son action est directe et non croisée) agisse sur certaines *contractions antagonistes*. D'ailleurs, les lésions asymétriques déterminent des troubles beaucoup plus profonds de l'équilibre que les lésions symétriques. L'ablation ou la dégénérescence du cervelet entraîne l'irrégularité des mouvements (*ataxie*) ; la lésion des lobes, droit ou gauche, fait tomber le corps du même côté ; mais dans tous les cas, la sensibilité générale ou spéciale reste intacte, ce qui prouve que si le cervelet est en rapport étroit avec la motilité, il ne l'est pas avec la sensibilité. D'après Luciani, l'incoordination des mouvements qui suit l'ablation résulte d'une diminution de la force musculaire (*asthénie*), et cet auteur explique ainsi que, chez des animaux privés de cervelet, on puisse obtenir de nouveau la coordination en diminuant l'effort musculaire nécessaire. Luys avait entrevu cette explication et il admettait, en conséquence, que le cervelet est une source de force nerveuse. Mais cette manière de voir n'est guère intelligible, et il paraît plus simple de croire que, l'incoordination provenant de la rupture, par ablation du cervelet, de l'équilibre des chaînes de neurones (équilibre qui peut se reconstituer partiellement à la longue, car l'opisthotonos et l'astasie du début sont passagers), les muscles correspondants reçoivent peu d'influx ou plus irrégulièrement et, par suite, se contractent moins énergiquement.

Les tubercules quadrijumeaux ou lobes optiques (poissons, reptiles, oiseaux) sont constitués par de la substance blanche à la périphérie, par de la substance grise au centre, et sont en relation avec les nerfs optiques qui viennent y aboutir, par les bandelettes optiques dont les fibres se croisent (complètement chez les animaux à vision latérale, incomplètement chez ceux à vision binoculaire) dans le *chiasma ;* ils sont également en relation avec les nerfs auditifs, le ruban de Reil (sensitif) et le lobe occipital des hémisphères cérébraux. En raison de cette disposition, l'ablation d'un tubercule antérieur ou la section

d'une bandelette ne produit qu'une cécité partielle (*hémiopie*), tandis que la destruction des tubercules amène la cécité. Mais il n'en résulte pas que ces tubercules soient des centres de vision ; ce sont des centres réflexes où les neurones optiques centraux (p. 530) s'articulent avec d'autres neurones, lesquels envoient leurs prolongements dans le lobe occipital ; l'impression visuelle n'est consciente que par ces derniers, et la cécité survient parce que, en détruisant les tubercules, on supprime la connexion. D'ailleurs, les tubercules quadrijumeaux paraissent intervenir, par leurs relations avec les nerfs auditifs, dans les mouvements oculaires, en rapport avec les impressions labyrinthiques, et dans les phénomènes d'équilibration, comme l'ont montré Serres et Ferrier.

Quant au pédoncule cérébral, il contient des corps cellulaires, dont le rôle est inconnu, entre deux étages de fibres : l'étage inférieur (pied) donne passage aux fibres motrices émanant des cellules cérébrales ; l'étage supérieur (calotte) au *ruban de Reil*, qui amène les impressions au cerveau. La section du pédoncule détermine une hémiplégie et une hémianesthésie croisées.

Les hémisphères cérébraux sont les centres nerveux les plus importants non seulement par suite des épiphénomènes de conscience qu'ils présentent, mais aussi parce qu'ils exercent l'action synergétique de beaucoup la plus étendue. Chaque hémisphère est essentiellement constitué par une enveloppe de substance grise recouvrant une masse de substance blanche. Cette substance blanche résulte de l'épanouissement, pour ainsi dire, du pédoncule cérébral. Les fibres motrices (centrifuges) du pied du pédoncule réunissent les prolongements cylindraxiles des cellules pyramidales, et les fibres sensitives de la calotte divergent, au contraire, pour gagner les différentes régions de l'écorce (couronne rayonnante de Reil). Mais, au milieu de la substance blanche constituée par ces fibres, se rencontrent des noyaux de substance grise, couches optiques et corps striés, contre lesquels les fibres sont, en apparence, tassées (capsules interne et externe). A ce schéma de la constitution du cerveau, il faut ajouter que certaines fibres du pé-

doncule aboutissent aux noyaux gris, que ces noyaux sont en connexion avec l'écorce et, enfin, que les deux hémisphères sont reliés l'un à l'autre, comme nous l'avons vu, par les fibres commissurales du corps calleux.

Les fonctions des noyaux gris sont encore fort obscures; cependant, les couches optiques paraissent en rapport avec la sensibilité (on y place les centres de la sensibilité olfactive, auditive, visuelle et générale) et les corps striés avec la motricité ; la destruction du noyau caudé et du noyau lenticulaire amène, en effet, des paralysies croisées. Ferrier pense que les noyaux gris interviennent dans la production des réflexes compliqués et des mouvements de locomotion inconscients.

Les fibres de la capsule interne sont groupés en faisceaux; la partie antérieure (lenticulo-striée) contient les fibres en rapport avec les cellules du lobe frontal (faisceau psychique); les deux tiers antérieurs de la partie postérieure (genou et partie du segment lenticulo-optique) renferment les fibres des noyaux moteurs bulbo-protubéranciels et des cordons pyramidaux direct et croisé de la moelle ; enfin, le tiers postérieur du segment lenticulo-optique donne passage aux fibres sensitives du ruban de Reil et aux radiations optiques (tubercules quadrijumeaux). Ajoutons que les fibres motrices du facial supérieur semblent prendre une autre voie, peut-être celle de la capsule externe. La provenance, ainsi établie, des fibres de la capsule interne explique, sans qu'il soit besoin de s'y arrêter plus longuement, les phénomènes que les lésions de cette capsule déterminent. Il est facile, en comparant ce qui a été dit de la moelle, du bulbe et du pédoncule cérébral, de saisir la constitution de la voie sensitive et de la voie motrice et de comprendre les expériences de Veyssière qui produit, en sectionnant telle ou telle partie de la capsule, l'hémiplégie ou l'hémianesthésie [1].

L'écorce cérébrale (substance grise) présente des cellules pyramidales remarquables, comme nous l'avons indiqué, par

1. Hédon, *Précis de physiologie,* p. 447.

la richesse de leurs arborisations (panaches). Bien qu'ayant la signification de neurones moteurs centraux, ces cellules se montrent, en tous les points de l'écorce cérébrale, mêlées aux neurones d'association cérébraux. Or, cette écorce possède des centres que l'on peut considérer comme fonctionnellement différenciés et qu'il est possible de grouper d'une manière très schématique en trois zones : la zone occipitale, qui renferme les centres de sensibilité ; la zone rolandique (sillon de Rolando), les centres moteurs, et la zone frontale, les centres psychiques. Mais il faut se hâter d'ajouter que cette division est approximative, que les localisations, sauf quelques-unes, sont loin d'être rigoureuses (Tamburini pense que les centres corticaux moteurs et sensoriels se pénètrent réciproquement) et que l'existence définie de centres spécialement *psychiques* n'est pas admise par tous les physiologistes.

Les centres moteurs (zone rolandique) paraissent les mieux établis, grâce aux recherches de Fritsch et Hitzig, puis de Ferrier, par la méthode des excitations, et à celles de Broca, de Charcot et de Pitres, par la méthode anatomique et clinique. On a ainsi pu localiser le centre moteur du membre inférieur à la partie supérieure du sillon de Rolando; celui du membre supérieur, à la partie moyenne; celui de la face, à la partie inférieure; celui des paupières, à la partie moyenne antérieure (extrémité de la scissure de Sylvius) des circonvolutions pariétales; celui de la nuque et du cou, à la partie postéro-supérieure de la première circonvolution frontale. Quant aux centres de l'*aphasie* et de l'*agraphie*, ils paraissent respectivement localisés en avant des centres moteurs du membre supérieur et de la face.

Ces centres, toutefois, ne peuvent être assimilés à des centres moteurs ordinaires, comme l'indique du reste ce fait, signalé par Fr. Franck et Pitres, que le temps perdu est beaucoup plus considérable (5 à 10 centièmes de seconde) après l'excitation de l'écorce qu'après celle des fibres blanches sous-jacentes. Aussi certains auteurs les considèrent-ils comme des surfaces sensibles influençant les vrais centres moteurs placés plus bas.

Mais cette dernière interprétation ne paraît guère admissible, puisque la destruction de la zone motrice entraîne la paralysie motrice. Ces centres moteurs diffèrent surtout des autres en ce qu'ils sont en rapport avec la production des mouvements dits *volontaires*, mouvements caractérisés, comme nous le verrons plus loin, par ceci : que la multiplicité des combinaisons possibles des chaînes de neurones ne permet pas de les prévoir, tandis que les mouvements réflexes sont toujours les mêmes pour une impression donnée dans des conditions déterminées. Ce sont donc des *centres psycho-moteurs*, dont le *temps de réaction* est, en conséquence, plus long et accompagné d'épiphénomènes de conscience.

Certains centres corticaux de la sensibilité sont également assez bien délimités. Le *centre visuel* est placé, d'après Munk, dans l'écorce du lobe occipital, ce qui était à prévoir, puisque les *radiations optiques*, issues des tubercules quadrijumeaux et de la couche optique, viennent, après avoir passé dans la partie postérieure de la capsule interne, s'épanouir dans l'écorce de ce lobe. D'après Déjerine, le centre visuel, dont la lésion détermine l'*hémiopie* (comme la section d'une bandelette optique ou l'ablation d'un tubercule antérieur), serait localisé dans la région du *cuneus*, c'est-à-dire à la face interne du lobe occipital. La cécité est la conséquence de la destruction des lobes occipitaux; mais quand cette destruction n'est pas complète, il paraît se produire, chez le chien au moins, ce que Munk a appelé la *cécité psychique*, c'est-à-dire que l'animal ne reconnaît plus les objets qu'il voit, et, par conséquent, n'en comprend plus la signification ; mais il peut, à la longue, réapprendre à reconnaître les objets. Des phénomènes de mémoire, sur lesquels nous reviendrons, interviennent donc ici. Les *centres auditifs* corticaux sont localisés dans les lobes temporaux, comme l'ont montré les expériences de Munk ; c'est là d'ailleurs que viennent s'épanouir, après avoir passé par la partie postérieure de la capsule interne, des fibres issues des noyaux gris du bulbe, eux-mêmes en connexion avec les terminaisons du nerf auditif. Munk a signalé, chez le chien, une *surdité psy-*

chique, analogue à la cécité psychique. De plus, d'après Ferrier, l'excitation du centre auditif, comme celle du centre visuel (surface du pli courbe), provoque des réactions motrices qui répondent peut-être à des sensations acoustiques ou optiques subjectives. Enfin, suivant Ferrier, les *centres olfactif* et *gustatif* et ceux de la sensibilité tactile seraient placés dans la région de l'hippocampe, les premiers plus spécialement à l'extrémité antérieure de la circonvolution.

Les *centres* particulièrement *intellectuels* ont leur siège, comme tendent à le prouver les expériences de Ferrier sur les singes, dans les lobes frontaux. Mais cette localisation est encore des plus douteuses et s'il est certain que, par les neurones d'association cérébraux, les impressions transmises aux centres psycho-sensibles puissent passer dans les neurones corticaux du lobe frontal avant de se communiquer aux centres psycho-moteurs, il paraît bien que l'intervention des divers centres est nécessaire aux manifestations purement intellectuelles. Il n'y aurait donc pas, à proprement parler, de centres intellectuels, mais seulement des neurones d'association des images motrices (Broca). C'est du moins ce qui paraît résulter de l'étude de certains troubles, comme l'aphasie. Considérons, en effet, le mécanisme mis en jeu dans la répétition par la parole ou l'écriture d'un mot lu ou entendu. On peut résumer, avec Hédon[1], ce mécanisme de la manière suivante : « Les centres nerveux, auxquels aboutissent les fibres des nerfs optiques (*a*) et auditifs (*a'*), recevront l'impression venue de la périphérie et la transmettront aux centres corticaux psycho-optiques (*b*) et psycho-auditifs (*b'*); ces derniers la communiqueront aux centres d'association des mouvements de la parole (*c*) et de l'écriture (*c'*); ceux-ci agiront à leur tour sur les centres moteurs corticaux voisins (*dd'*) qui sont en rapport avec les mouvements de la langue, des lèvres, du larynx ou de la main; ces centres moteurs corticaux commanderont enfin aux centres moteurs proprement dits bulbaires ou

1. *Op. cit.*, p. 446.

médullaires des muscles intéressés dans l'action (*ee'*). » Ainsi conçue, la distribution de cette chaîne de neurones permet de comprendre les troubles divers qui résultent de toute interruption dans les connexions de cette chaîne. Si, par exemple, la lésion porte sur *a* ou sur *a'*, le sujet est aveugle ou sourd; si elle porte sur *b*, il est atteint de *cécité verbale* (forme de la cécité psychique); sur *b'*, de *surdité verbale* (forme de la surdité psychique); si elle porte sur *c*, il y a *aphasie* (impossibilité de traduire la pensée par le langage articulé); sur *c'*, il y a *agraphie* (impossibilité d'exprimer la pensée par l'écriture); si elle porte sur *dd'*, il y a paralysie d'origine corticale avec conservation des réflexes; si elle porte enfin sur *ee'*, il y a paralysie d'origine périphérique avec abolition des réflexes.

La complication du trajet que suit l'influx dans les neurones corticaux explique pourquoi les actes psychiques ne s'accomplissent qu'avec un temps perdu plus ou moins considérable, comme l'a démontré Donders. C'est le *temps de réaction*, variable avec la nature des impressions (1 septième de seconde pour le toucher, 1 sixième pour l'ouïe, 1 cinquième pour la vue) et avec l'individu (*équation personnelle*). Il faut remarquer que ce temps de réaction répond non seulement au temps que réclame l'influx pour parcourir la chaîne de neurones, supposés en contiguïté fixe, mais encore à celui que rend nécessaire l'établissement de cette contiguïté. Nous savons, en effet, d'abord que les prolongements protoplasmiques des neurones sont doués d'une certaine mobilité et sont positivement chimiotropiques pour les matières libérées par l'influx dans le neurone antécédent; et, en second lieu, que le chemin suivi par l'influx n'est pas tracé d'avance, puisque la réaction qui s'ensuit est dite *volontaire* précisément en raison de l'impossibilité de prévoir cette réaction, c'est-à-dire la chaîne de neurones intéressés. Le temps ainsi employé est ce qu'on appelle *temps d'élaboration des actes psychiques*.

Ce qui précède explique en outre que le temps de réaction puisse, par l'exercice, être réduit sans être jamais annulé, car, en vertu de l'assimilation fonctionnelle, tout chemin par-

couru par l'influx est consolidé du même coup et si l'influx passe souvent, entraînant la condition n° 1 des neurones intéressés, le temps de réaction diminue, la contiguïté tend à devenir permanente et l'acte, d'abord volontaire et conscient se transforme en acte machinal et instinctif. Mais ce n'est pas tout. La multiplicité des impressions entraîne l'activité d'un nombre de plus en plus grand de neurones, et bien que ces neurones cessent de bonne heure de se diviser, ils peuvent néanmoins, par l'assimilation fonctionnelle conséquente à l'excitation, développer leurs prolongements. Ils créent ainsi incessamment des combinaisons nouvelles de neurones, des chemins nouveaux à l'influx, dont quelques-uns, sans se fixer définitivement, sont néanmoins suivis de préférence par répétition d'impressions analogues (aptitudes). De là découle la faculté d'apprendre, l'*intelligence*, c'est-à-dire « la possibilité de tracer, dans le système nerveux, un chemin nouveau à un réflexe nouveau, par assimilation fonctionnelle[1].

En résumé, les hémisphères cérébraux sont le siège de phénomènes d'une complication particulière, d'actions psychiques, dites *volontaires*, *conscientes*. Ces actions ne diffèrent des autres qu'en ce que la multiplicité des connexions que peuvent établir les neurones corticaux rend impossible à prévoir celles qui seront réalisées et par conséquent la réaction qui suivra, tandis que les actions réflexes, la chaîne des neurones qui les constituent étant fixe, ont toujours les mêmes réactions. Les actions psychiques sont donc des actions réflexes dont le trajet est infiniment varié et c'est dans le cerveau, par suite de sa constitution même, que le trajet nerveux revêt cette forme indéterminée pour nous en apparence. Il s'ensuit qu'en enlevant les hémisphères cérébraux, on supprime les actions psychiques sans supprimer les réflexes ni altérer les fonctions organiques qui en dépendent exclusivement. C'est ce qu'ont, en effet, démontré les expériences de Goltz. Les chiens auxquels cet auteur avait réussi à enlever presque

1. Le Dantec, *le Déterminisme biologique*, p. 65.

complètement les hémisphères étaient des machines réflexes, accomplissant toutes les fonctions de la vie organique, mais les réactions n'étaient pas toujours appropriées au but et les sens étaient émoussés, ce qui se conçoit, puisque l'appropriation résulte de l'entrée en jeu des centres psycho-sensitifs et psycho-moteurs, logés dans l'écorce cérébrale.

Au schéma que nous venons de tracer des actions nerveuses, en partant de la physiologie des neurones et des associations qu'ils forment entre eux et avec les autres éléments histologiques, il convient d'ajouter les quelques notions que nous possédons actuellement sur les épiphénomènes de conscience et l'établissement de la personnalité psychique. Ces notions, bien que spéciales, sont trop importantes pour être passées sous silence dans un livre comme celui-ci, qui cherche à donner des phénomènes de la vie une interprétation aussi claire et aussi complète que possible. C'est d'ailleurs par là que nous terminerons l'exposé de ces phénomènes.

3° Psychogenèse.

Nous avons établi précédemment (p. 462 et suiv.) que les plastides isolés ne jouissent d'aucune spontanéité et qu'il en est ainsi pour les plastides associés, même quand ces plastides sont des plastides incomplets, synergétiquement liés les uns aux autres. Tous les phénomènes vitaux, y compris ceux que manifestent les êtres les plus élevés en organisation, sont donc provoqués par des impressions venues de l'extérieur; mais la réaction qui suit l'excitation peut être, surtout quand la synergie est très développée, sans rapport visible direct avec l'excitation qui la détermine et plus ou moins éloignée dans le temps, suivant le trajet suivi par l'influx.

A l'égard de ces réactions, nous savons également qu'on peut distinguer deux cas : celui où les réactions à une même excitation sont toujours les mêmes, dans des conditions déterminées, pour un individu donné (réflexes) et celui où ces réactions varient (actes volontaires). Cette différence dans la ré-

ponse de l'organisme s'interprète par la nature du chemin que suit, dans le dernier cas, l'influx nerveux, car ce chemin n'est pas, comme dans le premier cas (réflexes), fixe ; il dépend des connexions qui se sont établies antérieurement, de l'état successif des neurones (mobilité des prolongements) et de toutes les circonstances concomitantes. Il est donc impossible à l'observateur de prévoir quelle réponse donnera l'organisme en observation, et c'est pourquoi nous disons que ces actes sont volontaires. Les vitalistes entendaient par là des actes non déterminés, produits par un *principe intérieur d'action*, quelque chose d'immatériel, d'extraordinaire, hors des lois physico-chimiques. Pour nous, au contraire, cette expression signifie simplement que, les conditions déterminantes de ces actes étant trop complexes, nous sommes incapables, avec nos connaissances actuelles, de les prévoir; mais ces actes n'en sont pas moins rigoureusement déterminés, comme est déterminée la distribution d'un courant électrique dans un réseau métallique dont chaque maille porte un appareil chimique et dont chaque fil peut à chaque instant recevoir un courant, bien que nous soyions parfaitement impuissants à prévoir cette distribution[1]. La *volonté* est donc une illusion, et l'organisme seul, s'il est conscient (voir ci-après), connaîtra les causes qui le déterminent et pourra prévoir lui-même ce qu'il fera.

Ce qui précède définit l'*instinct* et l'*intelligence*. D'après Romanes[2], « l'instinct est une opération mentale ayant pour but un mouvement adapté, antérieur à l'expérience individuelle, à laquelle la connaissance du rapport entre les moyens et la fin n'est pas nécessaire et qui s'accomplit d'une manière uniforme, dans les mêmes circonstances, chez tous les individus de l'espèce... L'intelligence est la faculté qui préside à l'adaptation intentionnelle des moyens au but. Par conséquent, elle implique la connaissance consciente du rapport entre les

1. Le Dantec, *le Déterminisme biologique*, p. 62-63.
2. *L'Intelligence des animaux*, p. 14-15.

moyens et la fin et peut fonctionner dans des circonstances aussi nouvelles pour l'individu que pour l'espèce. » Ces définitions, comme dit Le Dantec, se ramènent à celle-ci : « L'intelligence se distingue de l'instinct par l'intervention d'une *volonté* donnant une impulsion dans des directions choisies avec discernement[1]. » Or, nous savons que la volonté n'existe pas, en tant que principe intérieur d'action. Nous sommes donc amenés à considérer qu'il y a une différence de même ordre entre l'acte instinctif et l'acte intelligent qu'entre l'acte réflexe et l'acte volontaire.

En effet, dans le réflexe, le chemin que suit l'influx est fixe, immuable; il dépend d'une particularité fondamentale de structure; il en est de même dans l'acte instinctif et c'est pourquoi cet acte est antérieur à l'expérience individuelle et s'accomplit d'une manière uniforme dans la même espèce. Dans l'acte volontaire, le chemin du réflexe est variable, au contraire; il est modifiable suivant les connexions des neurones établies par l'assimilation fonctionnelle et dépend, par conséquent, non seulement des circonstances présentes, mais encore de toutes les circonstances antérieures. C'est pourquoi l'acte intelligent semble tirer parti de l'expérience, comme dit Romanes; c'est pourquoi l'intelligence se perfectionne et se développe par la possibilité d'augmenter le nombre des chemins de l'influx.

On voit qu'en définitive, l'acte réflexe ou instinctif dépend du fonctionnement de parties *adultes* (p. 355) du système nerveux, c'est-à-dire de parties dont les rapports sont immuables, tandis que l'acte volontaire ou intelligent dépend du fonctionnement de parties non adultes de ce système, c'est-à-dire de parties dont les rapports varient sous l'influence de l'assimilation fonctionnelle[2]. Et, en effet, les nerfs périphériques et la plus grande partie des éléments de la moelle — siège des réflexes — sont adultes de très bonne heure, mais les cellules corticales

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 16.
2. Le Dantec, *op. cit.*, p. 65.

le sont beaucoup plus tard et seulement à l'approche de la vieillesse (p. 414). Mais comme toute chaîne de neurones, parcourue par l'influx, est consolidée par l'assimilation fonctionnelle, si ce chemin est souvent suivi par l'influx, les rapports des neurones tendent à devenir immuables et l'acte perd ses caractères intelligents. C'est ainsi que naissent les *habitudes* et les *instincts secondaires*, *acquis* ou *individuels*, qui résultent de la répétition d'actes intelligents, tandis que les *instincts primaires*, *innés* ou *spécifiques* proviennent d'une disposition héréditaire de structure. On conçoit dès lors que l'*éducation* consiste essentiellement à constituer pour l'influx des chemins déterminés dans des conditions déterminées et que l'*instruction* vise plus particulièrement à multiplier ces chemins et à en créer constamment de nouveaux. Toutefois les chemins, de la sorte établis et consolidés (habitudes, instincts acquis), ne se maintiennent que par le fonctionnement (condition n° 1). Dans les intervalles du passage de l'influx, les neurones de la chaîne sont au repos (condition n° 2) et leurs rapports disparaissent à la longue. Si donc l'influx reste trop longtemps sans passer, le chemin se détruit, le réflexe correspondant n'a plus lieu; en d'autres termes on perd une habitude, et quelquefois même un instinct secondaire acquis.

Nous venons de voir quelle différence il y a entre un réflexe et un acte volontaire d'une part, entre un acte instinctif et un acte intelligent d'autre part. Mais les actes volontaires et intelligents, plus rarement les actes instinctifs, sont en outre accompagnés d'épiphénomènes de conscience, qui font défaut aux actes réflexes purs, nommés à cause de cela inconscients, et tels que, en ce qui concerne ces actes (intelligents, volontaires, etc.), l'homme, par exemple, *sait* ce qu'il fait, sans faire ce qu'il veut. Il nous faut donc maintenant définir ces épiphénomènes et, par là, nous efforcer de comprendre la signification de la personnalité psychique.

Huxley appelle *épiphénomènes* les phénomèmes qui accompagnent d'autres phénomènes, mais sans aucunement agir sur ces derniers, de sorte que ces derniers resteraient absolument

ce qu'ils sont si les épiphénomènes n'existaient pas. On tend aujourd'hui à interpréter les phénomènes de conscience en les considérant comme des épiphénomènes.

En effet, rien ne distingue objectivement les phénomènes conscients de ceux qui ne le sont pas, et nous n'admettons chez d'autres que chez nous-mêmes l'existence de ces phénomènes que parce qu'ils aboutissent à certains actes, lesquels, en nous, sont conscients. Ce n'est donc que par analogie que nous accordons la conscience à d'autres êtres et tout se passerait exactement de la même manière si nous étions seuls en possession de cette propriété subjective. Les phénomènes de conscience peuvent donc être considérés comme des épiphénomènes, témoins inactifs de certains actes et sans aucune influence sur eux. C'est en s'appuyant sur ce raisonnement, et en s'inspirant, à certains égards du moins, de la *théorie des plastidules* de Hæckel [1], que Le Dantec a récemment [2] émis une hypothèse qui, sans satisfaire encore complètement l'esprit ni répondre entièrement à toutes les objections, tranche au moins par sa simplicité, sa clarté et sa cohérence scientifique au milieu de tous les systèmes que les philosophes ignorants ont jusqu'ici proposé à notre admiration.

Puisque nous sommes conscients et que notre corps est uniquement composé d'un agrégat d'atomes, semblables à ceux de la matière brute, Le Dantec, à l'exemple de Hæckel, accorde hypothétiquement aux atomes la *conscience atomique*, conscience identique pour tous les atomes de la même espèce et immuable dans toutes les circonstances. Dans la molécule, il y a sommation des consciences atomiques des atomes qui la constituent, et, dans toute réaction chimique, la somme des consciences atomiques ne change pas, mais, les groupements atomiques variant, la conscience moléculaire varie également dans les mêmes rapports et cette variation constitue la *sensation moléculaire*.

1. Cf. Delage, *op. cit.*, p. 459.

2. *Le Déterminisme biologique*, 1897, deuxième partie, *les Epiphénomènes*, p. 77 et suiv.

Dans la molécule, il y a sommation des consciences atomiques — car les propriétés de la molécule sont différentes de celles des atomes qui la forment; mais, dans la matière inerte, il n'y a pas sommation des consciences moléculaires — car les propriétés chimiques d'une grande masse d'eau, par exemple, sont les mêmes que celles d'une seule molécule. Il n'en est plus ainsi pour les matières plastiques, qui ne manifestent leur propriété caractéristique, la synthèse assimilatrice, que lorsqu'elles sont toutes présentes dans le cytoplasma et le noyau (p. 9, 14, 315, etc.). La cohésion chimique est donc de même ordre entre les molécules (si complexes qu'elles soient) d'un plastide qu'entre les atomes d'une molécule, et elle entraîne la sommation des consciences moléculaires et par conséquent une *conscience plastidaire.* N'oublions pas d'ailleurs que cette conscience est une propriété subjective et que la sensation résulte de toute variation de cette conscience par variation des groupements moléculaires dans la réaction.

Mais il y a, à cet égard, une grande différence entre les molécules inertes et les matières plastiques. Les molécules ne varient, ne manifestent leurs propriétés qu'*en se détruisant;* les matières plastiques manifestent les leurs *en se synthétisant.* Il s'ensuit que les sensations moléculaires sont extemporanées et limitées au temps de la réaction qui détruit les molécules, tandis que les sensations plastidaires sont durables à la condition n° 1, car à la condition n° 2, l'assimilation n'existant plus, les sensations redeviennent extemporanées. Le Dantec propose d'appeler la sensation continue des matières plastiques à la condition n° 1, la *sensation de la vie élémentaire manifestée,* et c'est cette sensation qui donne l'idée de temps et constitue, dans sa continuité, la *mémoire élémentaire* consciente. Toutefois, il convient de remarquer, en premier lieu, que la sensation plastidaire peut persister à la condition n° 2 jusqu'à ce qu'une des matières plastiques ait été entièrement détruite, et, en second lieu, que les sensations à la condition n° 1 sont toujours identiques pour une même espèce, alors qu'à la condition n° 2 elles varient à l'infini, suivant la cause et le mode de la

destruction. Il résulte de là que tout agent chimique, physique ou mécanique, capable d'impressionner les matières plastiques, c'est-à-dire d'y produire une modification chimique, donne lieu à une sensation particulière et correspondante.

Quand des plastides complets s'associent et s'agrègent par des substances R, il n'y a pas sommation des consciences plastidaires, parce que chaque plastide vit pour son propre compte et indépendamment de ses voisins, comme le prouvent les expériences de mérotomie. C'est pourquoi les végétaux n'ont pas de conscience totale, une *vie psychique* d'ensemble. Dans les plastides incomplets et synergétiques, il y a sommation, au contraire, des consciences plastidaires, puisque l'activité de l'un de ces plastides entraîne l'activité de ses voisins; il y a, par suite, *conscience totale*, vie psychique d'ensemble. Or, ce sont les neurones qui représentent l'instrument de cette synergie. « Notre conscience somme, notre *moi* sera déterminé par le nombre, la nature, la disposition, les connexions réciproques de tous les éléments de notre système nerveux... Cette somme ne sera pas invariable; elle se modifiera d'une manière lente et *continue* avec les changements incessants que produira dans notre organisme l'assimilation fonctionnelle accompagnant toutes les opérations que nous exécutons: c'est ce qui constitue la variation de notre personnalité; mais par suite de la loi d'assimilation et de la cohésion particulière des substances plastiques, il y aura *continuité* dans le temps entre ces diverses personnalités; c'est pour cela que le *moi psychologique* accompagne (sauf dans certains cas, sommeil, etc.) l'*individu physiologique*, depuis sa naissance jusqu'à sa mort, à travers ses modifications incessantes[1]. »

Les consciences moléculaires et plastidaires sont insignifiantes, dans un rapport que l'on peut comparer aux dimensions des molécules et des plastides. Pour que leur sommation et la sensation conséquente deviennent appréciables, il faut que la variation porte sur un très grand nombre de plastides. C'est

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 124-125.

là ce qui explique pourquoi certains phénomènes sont conscients, les autres pas. En effet, dans les réflexes inconscients, la chaîne de neurones intéressée est peu étendue, et par conséquent la sommation et la sensation correspondante restent imperceptibles pour nous; mais quand l'acte est *volontaire*, c'est-à-dire quand l'influx atteint la partie du réseau nerveux (cellules corticales) où les connexions sont le plus compliquées, un nombre immense de neurones entrent en activité, et la sommation et la sensation conséquente deviennent considérables. Il n'y a, d'ailleurs, aucun rapport entre l'intensité de la sensation et l'intensité de la réaction extérieure. Quand cette réaction est nulle, on dit qu'il y a *opération mentale*. Enfin, nous savons que l'influx consolide le chemin où il passe et tend à suivre la voie des moindres résistances ; il arrive donc qu'une excitation, qui détermine d'abord l'activité d'un grand nombre de neurones et une sommation notable, finit, en se répétant, par ne plus intéresser qu'une chaîne peu étendue de neurones, dont la sommation reste inappréciable. C'est ainsi qu'un acte, accompagné d'abord de phénomènes de conscience, peut se transformer en un acte inconscient et instinctif.

Évidemment, tout ceci est purement hypothétique; mais cette hypothèse concorde avec ce que nous observons en nous-mêmes et n'introduit aucun élément contraire au déterminisme chimique, puisque les épiphénomènes sont des témoins inactifs (Le Dantec) ; enfin, elle permet d'interpréter la personnalité psychologique, l'unité du moi, comme nous l'avons vu, et ses diverses modalités.

Qu'est-ce, en effet, que l'*intelligence*, la *raison?* Nous en avons déjà donné la définition d'après Romanes, mais cette définition sous-entend l'existence de la volonté, et la volonté n'existe pas, en tant que principe intérieur d'action. Comment donc interpréter les actes que nous qualifions de *raisonnables?* Il faut se rappeler d'abord que, en vertu de l'énergie spécifique, certains centres nerveux nous donnent des sensations (lumineuses, sonores, odorantes, etc.) définies, parce qu'ils se trouvent en relation normale avec des éléments périphéri-

ques qui sont impressionnables par les agents correspondants (lumière, son, odeurs, etc.). Mais ce sont les centres seuls qui nous donnent ces sensations et non l'élément périphérique, de sorte que si une cause quelconque vient à agir sur ces centres, nous avons la sensation correspondante sans que l'agent extérieur qui la procure normalement soit intervenu (par exemple, pression des globes oculaires déterminant la sensation lumineuse, etc.). Or, les dispositions normales qui font que seules les impressions produites à la périphérie par la lumière nous donnent les sensations lumineuses, sont de beaucoup les plus fréquentes, parce que les hommes d'une même race, ayant évolué dans un même milieu, sont très semblablement construits. Mais supposons que cette disposition soit altérée et que les centres qui donnent les sensations lumineuses soient mis en activité, non plus par des impressions venues de la rétine, mais par celles venues des bourgeons gustatifs. Le sujet attribuera à la lumière les sensations qui proviennent en réalité d'une excitation gustative et verra des choses qui n'existent pas. Nous dirons qu'il est fou, qu'il *déraisonne*, et cette *folie* peut avoir autant de formes que les neurones peuvent contracter de rapports anormaux. Ce qui précède s'applique également aux *opérations mentales*, c'est-à-dire aux épiphénomènes (association d'idées, raisonnements, jugements, etc.) qui accompagnent les actions nerveuses. En vertu de la similitude de structure de notre cerveau, l'influx suit, dans les centres, par une même impression, à peu près le même chemin ; il en résulte que les hommes *raisonnables* ont, dans les mêmes circonstances, la même association d'idée et accomplissent, en conséquence, les mêmes actes raisonnables. Quand il en est autrement, nous considérons l'individu, ainsi différent, comme privé de raison. C'est pourquoi Le Dantec[1] définit la raison « un résultat de l'habitude que nous avons acquise de constater que tel épiphénomène accompagne toujours tel phénomène correspondant ».

1. *Op. cit.*, p. 142.

Les variations des rapports normaux des neurones entraînent donc les altérations de la raison. Mais l'une de ces variations est périodique et produit le *sommeil*. Nous avons vu ci-dessus (p. 517) que, d'après Duval, le sommeil est amené par la rétraction des arborisations des neurones sous l'influence de l'accumulation des substances R. Cette rétraction fait que l'activité des centres psychiques n'est plus provoquée par les excitations extérieures (qui ne donnent lieu dès lors, pendant le sommeil, qu'à des actes instinctifs et inconscients), mais seulement par des excitations chimiques internes (milieu intérieur), activité qui peut être accompagnée d'épiphénomènes de conscience, d'où les *rêves*, lesquels ne sont ainsi qu'une folie passagère. Les sensations provoquées de cette manière peuvent d'ailleurs résulter de rapports normaux ou anormaux des neurones; dans ce dernier cas, nous avons l'illusion de choses inconnues et monstrueuses : ce sont les cauchemars. Au surplus, en dehors du sommeil, qui cesse naturellement quand les substances R sont éliminées, les neurones peuvent, sous des influences du même genre, constituer pendant un certain temps des rapports différents de ceux qui existent normalement. En cette occurrence, les épiphénomènes de conscience sont également différents; il y a *dédoublement de la personnalité*, et, naturellement, le sujet ne se rappelle, dans sa condition seconde, que de sa condition seconde, comme il ne se rappelle que de sa condition première, dans sa condition première, sans jamais emmêler les souvenirs de l'une et de l'autre [1]. La *mémoire*, en effet, n'est pas autre chose que la sensation qui accompagne le passage de l'influx dans un chemin consolidé par la répétition; si ce chemin se détruit par le repos (condition n° 2), il y a *oubli*. Nous nous souvenons donc de tous les trajets qu'a parcouru l'influx, pourvu que les modifications (assimilation fonctionnelle) déterminées par ce passage n'aient pas eu le temps de disparaître, et pour la *même personnalité*, puisque cette per-

1. Cf. Binet, *les Altérations de la personnalité* (*Bibliothèque scientifique internationale*).

sonnalité résulte d'une certaine distribution des connexions d'ensemble et change quand cette distribution se modifie. La mort enfin détruit la personnalité. Nous avons vu, en effet (p. 457), que la mort des organismes complexes provient d'une discontinuité nerveuse définitive. Cette discontinuité empêche la sommation des consciences plastidaires et entraîne par suite l'abolition de la conscience générale. La disparition du moi, la mort psychologique, est donc la conséquence nécessaire de la mort, comme la mort physiologique est la conséquence de la vie [1].

Ainsi, dans les phénomènes vitaux, des plus simples aux plus complexes, rien n'échappe au déterminisme — que l'on se plaît à reconnaître dans l'ordre physico-chimique, mais auquel on prétend soustraire les êtres organisés — puisque ces phénomènes résultent d'une propriété de certains groupements chimiques, sans qu'intervienne jamais la nécessité d'une influence immatérielle et incompréhensible. Il est donc naturel qu'ils soient déterminés, comme sont déterminées toutes les réactions chimiques. Cette interprétation, comblant l'abîme jadis si profondément creusé entre la matière inerte et la matière vivante, nous donne la certitude que les nombreuses lacunes existant encore dans l'histoire physiologique des organismes disparaîtront successivement et que l'avenir établira une *Théorie de la Vie* complète et précise. Et le présent livre n'a eu d'autre but que d'indiquer les points de cette théorie future qui semblent désormais acquis et d'en montrer, en une sommaire ébauche, les rapports et la coordination.

1. Le Dantec, *op. cit.*, p. 153-154.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.



